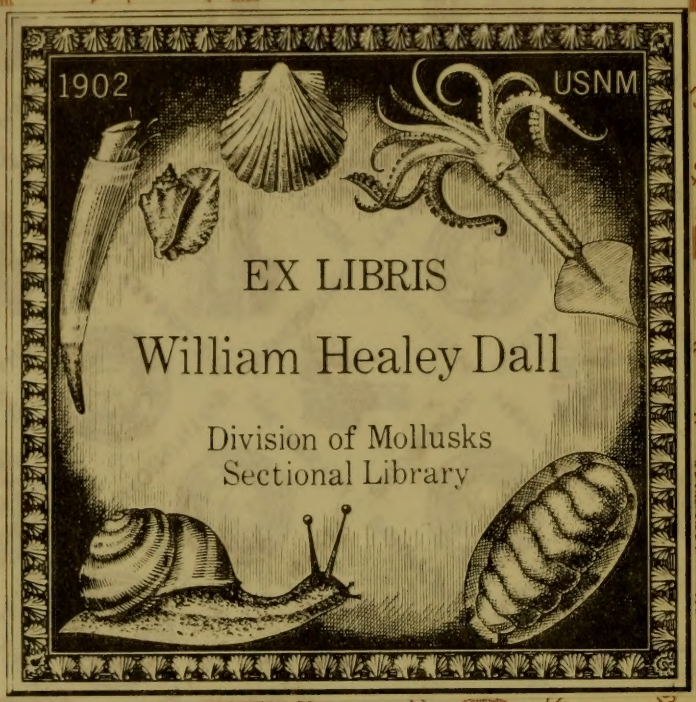
SMITHSONIAN
LIBRARY


1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library

SMITHSONIAN INSTITUTION THE LIBRARY

I-Delsman

QL
430.5
L58D36
1914
Moll.

Compliments
de l'Auteur

File
I-Delsman

Division of Mollusks
Sectional Library

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON LITTORINA OBTUSATA

VON

Henricus Christoffel

Dr. H. C. DELSMAN.
(Aus der Zool. Station Helder).

Overgedrukt uit: »Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen." (2) Dl. XIII. Afl. 3—4.

1914

SMITHSONIAN
MAY 12 1988
LIBRARIES

Mod

M.

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE VON LITTORINA OBTUSATA

VON

Dr. H. C. DELSMAN.

(Aus der Zool. Station Helder)

I. Einleitung

Historische Uebersicht

Die Entwicklungsgeschichte der Gastropoden ist kein Brachland. Schon seit jeher haben die oft so leicht zu erhaltenden und für die Untersuchung so sehr geeigneten Eierklümpchen der Schnecken die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt, nicht am wenigsten durch den interessanten Anblick, welchen die innerhalb der Eihülle rotierenden, schön durchsichtigen Embryonen darbieten. Schon frühzeitig hat die oft schon am lebenden Ei während der ersten Furchungsstadien wahrnehmbare regelmässige Anordnung der Blastomeren die Untersucher dazu veranlasst auch der Eifurchung besondere Aufmerksamkeit zu widmen. Alle die älteren Untersucher, welche sich hauptsächlich mit dem Studium lebenden Materials begnügen mussten, wollen wir hier nicht einzeln erwähnen.

In letzter Zeit hat das Studium der Eifurchung und der „Cell-lineage" einen besondern Aufschwung genommen. Versuchte man vorhin die Keimblättertheorie, wie dieselbe hauptsächlich für die Vertebraten ausgearbeitet war, zu prüfen an und anzuwenden auf

Division of Mollusks
Sectional Library

den Ursprung der Organe der Mollusken und Würmer, immer mehr ergab sich dabei, dass es nicht genügte vom zweischichtigen Keime, der Gastrula, auszugehen, sondern dass schon viel früher eine deutliche Differenzierung der Blastomeren eintritt. Die allerfrühesten Entwicklungsstadien rückten nun in den Mittelpunkt des Interesses. Es war besonders im Anfang der neunziger Jahre, dass diese Richtung sich entwickelte, und das Marine Biological Laboratory zu Woods Holl, Mass., wo Wilson, Lillie, Mead, Conklin, Casteel, Treadwell, Holmes u. A. ihre schönen Untersuchungen vollbrachten, spielte dabei eine hervorragende Rolle.

Als ein Vorläufer dieser Periode ist auf dem Gebiete der Gastropodenentwicklung noch Heymons (1893) zu betrachten, der beim Verfolgen der Eifurchung schon weiter gelangte als seine Vorgänger. Er beobachtete genau die Abschnürung der drei Micromerengenerationen, und ebenso die Entstehung der Urmesodermzellen und der von letzteren abgeschnürten sog. Enteroblasten, von ihm als Mesodermzellen betrachtet.

Bahnbrechend war hier aber Conklins (1897) bewundernswerte Arbeit über die Eifurchung und Cell-lineage von *Crepidula*, welche er verfolgte bis in das Gastrulastadium. Mit grosser Genauigkeit wurde der Ursprung und das Schicksal der beiden Teloblasten des Mesoderms verfolgt und zum ersten Male constatiert, dass von der berühmten Zelle 4*d* nicht ausschliesslich Mesoderm, sondern auch Entoderm geliefert wird. Weiter gelangte Conklin zur Ueberzeugung, dass die Teloblasten nicht alles Mesoderm liefern, sondern dass sich dabei nachher noch secundäre Elemente ektodermalen Ursprungs anschliessen, nach ihm vermutlich vom zweiten Quartett stammend. Etwas ähnliches war auch kurz zuvor von Lillie (1895) beim Lamellibranchier *Unio* gefunden, wo die larvale Muskulatur von der Zelle 2a geliefert wird. Es gelang Conklin indessen nicht den Ursprung dieses „secundären" Mesoderms bei Crepidula genau zu bestimmen.

Mit einem Beispiel einer sich durch seinen besonders regelmässigen Verlauf auszeichnenden Furchung machte uns Robert (1902) bekannt durch seine Untersuchung der frühesten Entwick-

lung des Diotocardiers *Trochus*, wo die Teloblasten erst spät auftreten, sodass ihr störender Einfluss auf die radiäre Symmetrie anfänglich ausbleibt.

Indessen war schon in 1897 von Wierzejsky bei *Physa* und von Holmes bei *Planorbis*, beiden linksgewundenen Pulmonaten, gefunden, dass secundäres Mesoderm von bestimmten Zellen des dritten Quartetts in den beiden vorderen Quadranten geliefert wird. Und zu einem völlig übereinstimmenden Schluss gelangte Casteel (1904), der bei dem Nudibranchier *Fiona* die Cell-lineage verfolgte. Die genaue Kenntnis der eigentümlichen Entstehungsweise des mittleren Keimblattes — welches hier den Namen „Blatt" übrigens gar nicht verdient — ist wohl als eines der wichtigsten Resultate dieser wertvollen Untersuchungen zu betrachten.

Ein nicht weniger wertvolles Resultat war die Erfahrung, zuerst von Crampton (1894) bei *Physa heterostropha* gemacht, dass die Furchung bei linksgewundenen Schnecken vom ersten Anfang an das Spiegelbild zeigt von derjenigen bei rechtsgewundenen Formen und dass also alle Teilungen, welche bei den letzteren dexiotrop verlaufen, bei linksgewundenen Formen laeotrop sind, und umgekehrt.

Sehr interessant war schliesslich die Untersuchung Conklins (1907) nach der Furchung der ausserordentlich dotterreichen Eier von *Fulgur carica*, wobei sich ergab, dass, wie stark inaequal auch die Teilungen sind, wobei die Ektomeren abgeschieden werden, dennoch auch hier streng das Furchungsschema der Gastropoden beibehalten wird, sodass auch hier das ganze Ektoderm von nicht mehr als drei Micromerenquartetten, wie winzig diese anfänglich auch gegenüber die riesigen Macromeren erscheinen mögen, geliefert wird.

Indessen wurde die Aufmerksamkeit der Untersucher so sehr gefesselt durch das Studium der Eifurchung, dass der weiteren Entwicklung nur wenig Aufmerksamkeit mehr gewidmet wurde. Höchtens wird die erste Anlage verschiedener Organe angegeben, aber deren weitere Ausbildung nicht verfolgt. Um z. B. eine zusammenhängende Beschreibung der Entwicklung der Nerven-

systems der Gastropoden zu finden, müssen wir zum Jahre 1881 zurückgehen. ROBERT, der, wie er angiebt, sogar den grössten Teil der Eifurchung studiert hat an Rekonstruktionen nach Schnittenserien von 3 μ Dicke, was gewiss für eine aussergewöhnliche technische Gewandtheit spricht, stellt dennoch seine Untersuchungen mit dem Gastrulastadium ein, und giebt von den darauffolgenden Stadien, wo von einer derartigen Technik erst recht die schönsten Resultate sich erwarten liessen, bloss noch einige Abbildungen von Totalpreparaten und einen einzelnen optischen Durchschnitt. Und gerade in den Untersuchungen, wo der Organogenese mehr Aufmerksamkeit gewidmet wird, wie in MEISENHEIMER's Arbeit (1896 und '98) über die Entwickelungsgeschichte von *Limax maximus*, gelangt wieder das Studium der Eifurchung und der Cell-lineage weniger zur Geltung.

Die genaue Verfolgung der Eifurchung bei möglichst vielen verschiedenen Mollusken bleibt ein erstrebenswertes Ziel, weil vom vergleichenden Studium des in dieser Weise erhaltenen Materials die schönsten Resultate sich erwarten lassen für das Verständnis der verschiedenen Gesetze, welche für den Verlauf der ersten Teilungen gelten und der Faktoren, welche dabei eine Rolle spielen. Bei der Vergleichung der Eifurchung von Littorina mit derjenigen anderer Mollusken, habe ich denn auch immer versucht, möglichst von den dabei zu Tage tretenden Unterschieden eine Erklärung zu geben und umgekehrt die von verschiedenen Untersuchern für die Eifurchung aufgestellten Gesetze und Regeln daran zu prüfen.

Auf der andren Seite jedoch habe ich mich nicht auf die Eifurchung allein beschränken wollen, sondern auch die weitere Entwicklung der verschiedenen Organe möglichst vollständig zu verfolgen versucht. Wo es doch infolge meiner neulich publizierten Theorie über den Ursprung der Vertebraten (1913) m. E. mehr als je wahrscheinlich wird, dass wir in Grobbens (1908) Protostomia die Vorfahren der Chordaten zu erblicken haben, wird auch mehr als je das Studium der Organo- und Histogenese der Würmer und Mollusken an Bedeutung gewinnen, weil dieses uns in vielen

Fällen den Schlüssel zum richtigen Verständnis der Teile, welche den Vertebratenkörper zusammensetzen, zu liefern verspricht.

Während verschiedene Arten von Gastropoden schon von einer ganzen Reihe von Untersuchern als Object ihrer ontogenetischen Studien gewählt wurden — ich zähle z. B. nicht weniger als neun Untersucher, welche sich mit der Entwicklung von *Paludina vivipara* befasst haben: Ray Lankester, Bütschli, Rabl, Blochmann, Von Erlanger, Otto, Tönniges, Drummond, Naef (womit indessen noch nicht gesagt ist, dass wir über die Entwicklung dieser Form am besten und vollständigsten unterrichtet sind) — hat die so allgemeine *Littorina* merkwürdigerweise noch nie diese Ehre gehabt. Erst im Laufe meiner Untersuchung, erschien eine Publikation Pelseneers (1911), worin u. A. auch einige Entwicklungsstadien der einheimischen Littorina-Arten abgebildet werden, ausschliesslich aber die äussere Gestalt betreffend, und dabei auch die frühesten Furchungsstadien, so weit sich die Furchung an lebendem und undurchsichtigem Material verfolgen lässt.

Material

Die vorliegende Untersuchung wurde ausgeführt in der Zoologischen Station der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging in Helder, im Laufe der Jahre 1911 und 1912.

Die drei einheimischen Arten des Geschlechts *Littorina*, nämlich *Littorina littorea*, *L. obtusata* und *L. rudis*, finden sich alle bei Helder. Sie leben in der Zone, welche bei Ebbe trockenfällt und bei Hochwasser unterläuft, aber jede in einer andren Weise. Am niedrigsten, in der Zone, wo *Fucus serratus* dominiert und welche bloss kurze Zeit trocken liegt, hat *Littorina obtusata* ihren Aufenthalt. Ein wenig höher findet man *Littorina littorea*, im Gebiete des *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum nodosum*. Sehr gross ist ihre Zahl auch auf den bei Ebbe trockenfallenden Flächen, wo Zostera wächst. Hier werden sie denn auch eifrig von verschiedenen Leuten aufgesammelt, teils zum eignen Gebrauch, teils für die Ausfuhr. Am höchsten schliesslich sitzt *Littorina rudis*, und zwar auf, oder mit Ebbe meistens zwischen den

Basaltsteinen der Dämmchen, im letzteren Fall verborgen in Winkeln und Riefen.

Obgleich es ursprünglich meine Absicht war an erster Stelle die Entwicklungsgeschichte von *Littorina littorea* zu verfolgen, ergab sich schon bald, dass *Littorina obtusata* das am leichtesten zu beschaffende und das günstigste Untersuchungsmaterial darbot. Deshalb fing ich meine Untersuchungen vorläufig hiermit an.

In beträchtlicher Menge findet man die Eierhäufchen dieser Form im Nieuwedieper Hafen auf *Fucus serratus* abgelegt, während des Frühlings, des Sommers und eines Teiles des Herbstes. Beim Einsammeln derselben leisteten mir die Bedienten der Zoologischen Station viele Dienste. Jedes Geleg enthält eine grössere Zahl — bis etwa hundert — rundlicher Eikapseln, welche in einer ziemlich consistenten, gallertartigen Substanz eingebettet sind. Die dünnwändigen, völlig durchsichtigen Kapseln enthalten eine eiweissartige, farblose Substanz, worin das Ei, immer nur in der Einzahl, eingebettet ist und worin später das Embryo rotiert. Der Umriss der Laichklümpchen, welche eine abgeplattete Gestalt haben, ist länglich rund, oft nierenförmig. In den ältesten Gelegen kriecht das Schneckchen schon fix und fertig gegen die Wand der Kapsel umher. An der abgestumpften Gestalt des Schälchens ist es schon deutlich als *Littorina obtusata* erkennbar. Wie Pelseneer(1911) richtig aufmerkt, sind diese Laichklümpchen in den beiden Ausgaben von Bronns „Tierreich" (von Keferstein und von Simroth) ungerechter Weise als das Gelege von *Littorina littorea* abgebildet.

Offenbar stimmt die glashelle Wand der Kapsel, worin sich jedes Ei eingeschlossen findet und welche hier so geräumig ist, dass nachher das viel grössere fertige Schneckchen darin vor dem Ausschlüpfen umherkriechen kann, mit der eng dem Eie angeschmiegten Ei- oder Dotterhaut der Lamellibranchier und Anneliden überein. Am Primitivsten ist wohl das Verhalten der Eier mancher Lamellibranchier und Anneliden, welche einfach vom engen Eihäutchen umgeben in das Wasser abgesetzt werden und sich planktonisch entwickeln, wie z. B. *Podarke obscura* und viele andere Anneliden, und unter den Lamellibranchiern *Mytilus edulis*.

Eine höhere Stufe stellen dann offenbar schon die Eier mancher Anneliden dar, welche in eine gallertige Substanz eingebettet und so zu einem Eiklümpchen vereinigt, welches bis mehrere Hundert Eier enthalten kann, abgesetzt werden. Die Eier sind auch hier je von einer eng schliessenden Dottermembran umgeben. Noch einen Schritt weiter machen die Gastropoden, wobei die Eihaut sehr geräumig und so zu einer Eikapsel wird, während innerhalb derselben eine Anhäufung von Eiweiss stattfindet, worin das Ei, jetzt ohne Eihaut, eingebettet ist. Die Kapseln sind dann wieder in eine mehr (*Littorina*) oder weniger (Nudibranchier z. B.) consistente gallertige Substanz eingebettet. Eine derartige Eiweissanhäufung innerhalb der Eihaut, welche das völlig nackte Ei in weiterer Entfernung umgiebt, finden wir übrigens auch bei *Unio* schon (Lillie 1895).

Einen guten Vorrat dieser Laichklümpchen erhielt ich weiterhin, indem ich eine grössere Zahl erwachsener, geschlechtsreifer Schnecken in einen gläsernen Behälter brachte, aufgefüllt mit *Fucus serratus* in strömendem Meereswasser, im Aquarium der zoologischen Station. Nach und nach wurde der Fucus von frischen Pflanzen ersetzt. Jeden Morgen fand ich eine mehr oder weniger grosse Zahl Eierklümpchen auf dem Fucus angeheftet, welche sich normal entwickelten, und es hielt nicht schwer, in dieser Weise eine grosse Zahl dicht aufeinander folgender Furchungsstadien zu bekommen. Alle Eier in einem Klümpchen sind immer ungefehr gleich weit in der Entwicklung vorgeschritten. Nimmer fand ich Gelege gegen die Glaswand abgesetzt, obgleich die Schnecken selbst oft genug am Glase herumkriechen. Die ganze Entwicklung bis zum Freiwerden der Embryonen beansprucht bei einer mittleren Wassertemperatur von 13° à 14° (im September 1912) gut drei Wochen. Ueber die Paarung wurden von mir keine Beobachtungen gemacht, nach Pelseneer (1911) ist *Littorina obtusata* „hyperpolyandrisch".

Auch die Eier von *Littorina rudis* waren bald gefunden. Es ist schon längst bekannt, dass diese Art vivipar ist. In der Mantelhöhle der Weibchen befindet sich immer eine grosse Zahl

Eier in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien. Letzteres hängt wahrscheinlich zusammen mit der von PELSENEER beschriebenen Eigentümlichkeit, dass die Weibchen immer fortfahren zu copulieren, auch wenn sie befruchtete Eier in der Mantelhöhle haben. Die Eier sind wieder von einer ähnlichen eiweisshaltigen Kapsel umgeben als bei *Littorina obtusata* der Fall ist, aber die hyaline Substanz, worin diese Kapseln bei der letzteren Form eingebettet sind, fehlt hier.

Die Eier der so allgemeinen und bekannten *Littorina littorea* sind erst seit wenigen Jahren bekannt. Erst im Jahre 1911 wurden die winzigen, planktonischen „Eierklümpchen" (wenn man diesen Namen hier benutzen darf), welche je nur 1—3, in der Regel nicht mehr als zwei Eier enthalten, von CAULLERY und PELSENEER (1911) zuerst beschrieben. Ich habe sie auch im Plankton bei Helder gefunden. Sie sind glashell durchsichtig und haben die Gestalt eines flachen, breitgerandeten Hütchens. In der Höhlung im Innern, welche die Gestalt einer planconvexen Linse hat, befinden sich das einzige oder die beiden Eier, je von einer dünnen Eikapsel umgeben, welche hier viel weniger geräumig ist als bei den beiden anderen *Littorina*-Arten. Während das Ei sich aber zum Veliger entwickelt, nimmt der Diameter der Eikapsel allmählich zu, und zwar von 150 zu 220 μ. Das Ei selbst hat einen beträchtlich geringeren Diameter als bei den anderen *Littorina*'s, nämlich bloss 120 μ, wogegen er bei *Littorina obtusata* und *rudis* beiden ungefähr 200 μ ist. Die Entwicklung zeigt darin ein primitiveres Verhalten, dass sie zu einem wohl entwickelten Veliger führt, mit stattlichem Velum und sehr langen und kräftigen Wimpern, womit das Tier schnell in der Kapsel runddreht. Während bei den beiden andren Arten das Veliger-Stadium bloss rudimentär zur Entwicklung gelangt, und das Tier erst als ausgebildetes, kriechendes Schneckchen die Eikapsel verlässt, schlüpft Littorina littorea als Veliger aus der Eikapsel und schwimmt mittels des Velums eine Zeit lang im Plankton umher. Während also *Littorina littorea* in ihrer Entwicklung in mancher Hinsicht von *Littorina obtusata* und *rudis* abweicht, zeigt sie darin mit der verwandten

Lacuna divaricata, wie ich an andrer Stelle gezeigt habe (1913), eine ebenso grosse Uebereinstimmung als die oben erwähnten beiden *Littorina*'s unter einander.

Die Ablage der Eier wurde von CAULLERY und PELSENEER nicht beobachtet, ich fand aber, dass dies schon im Jahre 1758 vom holländischen Untersucher JOB BASTER in seinen „Natuurkundige Uitspanningen" (1762) beschrieben wurde. (Delsman 1913). Seine Beschreibung lässt keinen Zweifel mehr übrig, dass die von CAULLERY und PELSENEER gefundenen Eier wirklich von *Littorina littorea* herstammen.

Methode

Die gallertartige Substanz, in welcher die Eierkapseln von Littorina obtusata eingebettet sind, zeigte sich, wie ich schon befürchtete, in Wasser nicht löslich. Nach einigen vergeblichen Versuchen gelangte ich zur folgenden Methode. Ausgehend von der Ueberlegung, dass die gallertartige Substanz, obgleich ziemlich consistent, doch offenbar gut durchdringbar sein müsste, um die Atmung und den Stoffwechsel der Embryonen zu ermöglichen, fixierte und färbte ich die Eierklümpchen in toto und führte sie ebenfalls in toto in Cedernoel über. Zum Fixieren wurde Pikrinsalpetersäure verwendet, worin die Klümpchen etwa eine halbe bis eine Stunde verblieben. Darauf wurden sie durch Alcohol 30% und 50% in Alcohol 70% übergeführt, worin sie mehrere Tage verblieben, um die Pikrinsalpetersäure, welche namentlich den eiweissartigen Inhalt der Kapseln stark färbte, ausziehen zu lassen. Zum Färben wurde eine mit filtriertem Wasser etwa auf ihr sechsfaches Volum verdünnte Lösung von Ehrlichs Hämatoxylin verwendet, womit sehr befriedigende Resultate erzielt wurden, wenn die Einwirkung auf nicht länger als eine Viertelstunde beschränkt wurde. Hierzu sollten die Objekte natürlich zuerst wieder durch die verschiedenen Alkohole sinkender Concentration zurückgeführt werden. Nachdem darauf die Eierklümpchen in Cedernoel übergeführt worden waren, wurden hierin die Eier unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung mittels zweier

Nadeln aus den Kapseln freipreparirt, was natürlich mit äusserster Sorgfalt geschehen musste, damit die zarten Eier nicht beschädigt wurden.

Die Eier wurden jetzt entweder in Cedernoel in toto studiert, und dies gilt namentlich für die Furchungsstadien, oder sie wurden in Paraffin übergeführt und in Schnittenserien zerlegt. Für die Schnitte war eine zweite, jetzt stärkere, Färbung nötig, wobei die Schnitte etwa ein bis zwei Stunden in der verdünnten Hämatoxylinlösuug verblieben. Gewöhnlich wurden etwa zehn bis zwanzig Embryonen aus einem Eiklümpchen, welche also ungefähr im gleichen Entwicklungsstadium verkehrten, mit einem Male geschnitten. Orientieren war nur bei weiter vorgeschritten Embryonen möglich.. Der Zufall lieferte mir aber durch sämtliche dicht aufeinander folgende Stadien recht schöne Längs- und Querschnitten, wie aus den Abbildungen hervorgeht. Sämtliche Abbildungen, die Totalbilder wie die Schnitten, wurden mittels des Zeichenapparates angefertigt.

II. Die Eifurchung

Das ungefurchte Ei

Der Diameter des lebenden ungefurchten Eies liegt zwischen 200 μ und 210 μ und beträgt in der Regel ungefehr 205 μ. Der Durchmesser des Eies von *Littorina rudis* stimmt hiermit fast völlig überein, er beträgt ungefehr 200 μ.

Ueber die Prozesse, welche im ungefurchten Ei vor sich gehen, können uns bloss Schnittenserien in befriedigender Weise belehren, weil das unzerlegte Ei sich nicht genügend durchsichtig machen lässt. Obgleich es anfangs nicht meine Absicht war, hierüber eine spezielle Untersuchung anzustellen, so meinte ich doch auch die vielen Eierklümpchen mit ungefurchten Eiern, welche sich unter dem von mir versammelten Material fanden, nicht unbenutzt lassen zu dürfen. Mehrere Proben Eier, aus verschiedenen Eierklümpchen herstammend und verschiedene Stadien der Reifung und Befruchtung aufweisend, wurden denn auch von mir geschnitten, und wenn diese zusammen auch noch kein vollständiges Bild der

betreffenden Prozesse liefern, so meinte ich doch nicht unterlassen zu dürfen, im Anschluss an einige Abbildungen die erhaltenen Resultate mitzuteilen. Hoffentlich werde ich nachher Gelegenheit haben, diese Angaben zu ergänzen.

Untersuchen wir ein Laichklümpchen, mit dessen Ablage die Schnecke eben beschäftigt ist, und welches folglich noch nicht fertig ist, so zeigt sich die gallertige Masse, worin die Eikapseln eingebettet sind, noch nicht so fest und resistent als sie später wird. Die zuletzt abgelegten Eier haben noch nicht so genau kugelförmige Gestalt als die älteren und im Innern ist schon am lebenden Eie das grosse, helle Keimbläschen bemerkbar. Bei den Eiern, welche zuerst abgelegt sind, ist aber das Keimbläschen schon verwischt.

Aus einem derartigen Eiklümpchen stammen die in Fig. 1 und 2 abgebildeten Eier. Beide Abbildungen sind (mit Abbes Zeichenapparat) nach einigen auf einander folgenden Schnitten aus einer Serie angefertigt. Die zuletzt abgelegten Eier liefern in dieser Weise alle das Bild der Fig. 1. Sie weisen alle ein grosses, helles, ein wenig exzentrisch liegendes Keimbläschen auf, worin das Chromatin ein ziemlich regelmässiges Maschenwerk bildet, und worin immer ein sich dunkel färbender, grosser Nucleolus anwesend ist. An der Peripherie des Keimbläschens finden sich immer zwei Strahlungszentra, welche niemals diametral gegenüber einander liegen, sondern deren Abstand bloss ungefähr 90° beträgt. Das Zentrum beider Strahlungen bildet ein ungefärbter heller Hof, worin ich die Zentrosomen bloss wenig scharf habe beobachten können. Von hieraus erfolgt eine dichte Strahlung nicht bloss in das benachbarte Protoplasma, sondern auch in das Keimbläschen, und hier ist die Strahlung sogar noch stärker entwickelt als im Protoplasma. In einem entsprechenden Stadium findet sich das Ei von *Thalassema* nach Griffin (1899) etwa drei Minuten nach der Befruchtung, und wir dürfen wohl annehmen, dass die letztere bei *Littorina* ebenfalls kurz zuvor, wahrscheinlich hart vor der Ablage der Eier statt findet.

Hiermit steht im Einklang, dass die zuerst abgelegten Eier im

Klümpchen schon weiter in der Entwicklung vorgeschritten sind. Das Keimbläschen ist hier verschwunden, und die beiden Strahlungszentra haben sich zu einer Spindel vereinigt, aus einer dichten Masse Spindelfasern zusammengesetzt. Das Keimbläschen ist, wie die vermittlenden Zwischenstadien zeigen, allmählich gleichsam überwältigt von den beiden Strahlungszentra und hat sich in die Spindel aufgelöst. Der Nucleolus aber bleibt unverändert neben der Spindel liegen, bisweilen noch mit Resten des Chromatins des Keimbläschens verbunden. Zwischen den dicht aufeinander gebündelten Spindelfasern war das Chromatin, in feine Körnchen verteilt, überal sichtbar, aber die Chromosomen waren wenig deutlich.

Der Umstand, dass der Nucleolus unverändert neben der ersten Reduktionsspindel zurück bleibt, steht nicht vereinzelt da, sondern wurde schon bei mehreren Formen beobachtet. So z.B. bei *Limax maximus* von Obst (1894), weiter bei Schwämmen (Wilson 1894), bei Medusen (Häcker 1892), Hirudineeën (O. Hertwig 1877) und Anneliden (Wheeler 1897, Kostanecki 1898).

Aus einem andren Eierklümpchen stammt das Ei der Fig. 3, das in einem Stadium sich befindet, welches sich eng anschliesst an das zuletzt geschilderte. Die Spindel hat sich mit einem Ende nach der Peripherie des Eies gewendet, welches sich zur Ausstössung des ersten Richtungskörperchens anschickt. Noch immer ist der Nucleolus als ein kernartiges Körperchen sichtbar, ebenfalls nach der Peripherie des Eies gerückt. Ich kann mich in Anbetracht des engen Anschlusses des Stadiums der Fig. 3 an dasjenige der Fig. 2 wenigstens nicht gut denken, dass dieses Körperchen nicht der Nucleolus, womit es nach Grösse und Gestalt völlig übereinstimmt, sein sollte. In keinem der Eier indessen, welche in einem der drei beschriebenen Stadien oder dazwischen verkehrten, habe ich je eine Andeutung eines Spermatozoons entdecken können, während doch die Spermatozoen in der Testis einer von mir geschnittenen erwachsenen ♂ Schnecke sich sehr intensiv färbten.

Eier, wobei die Richtungskörperchen eben ausgestossen werden, habe ich unter meinen Schnitten noch nicht aufgefunden, wohl

aber solche, wobei die Reduktionsteilungen vollzogen waren. Ueber das Schicksal des Nucleolus oder das Auftreten des ♂ Kernes vermag ich denn auch keine Angaben zu machen. Nach Beendigung der Reduktionsteilungen befinden sich im Ei zwei Kerne ungefehr gleicher Grösse und Beschaffenheit (Fig. 4). Der erste liegt dicht an der Oberfläche, der zweite mehr nach dem Zentrum. Von einer Strahlung im Protoplasma ist in diesem Stadium nichts mehr zu bemerken. Die beiden Kerne bewegen sich auf einander zu und legen sich an einander (Fig. 5), worauf bald die erste Andeutung zweier neuen Strahlungszentra sich bemerkbar macht, welche die erste Kernteilung und die erste Furchung des Eies anzeigen.

Die beiden ersten Furchungen

Bei der ersten Furchung wird das Ei in zwei gleich grosse Hälften zerlegt. Diese erste Furchung ist schon so viele Male bei anderen Formen beschrieben, von denen *Littorina* nicht abweicht, dass es mir als überflüssig erscheint, nochmals lange dabei stehen zu bleiben. Vom zweizelligen Stadium habe ich denn auch, um Raum zu ersparen, sogar keine Abbildung gegeben.

Auch die nächste Furchung ist wieder äqual, sodass das Ei jetzt aus vier gleich grossen Blastomeren zusammengesetzt ist. Die beiden Polkörperchen liegen am animalen Pole. Die vier Blastomeren befinden sich nicht genau in einer Ebene, A und C liegen ein wenig höher als B und D, welche einander am vegetativen Pole mittels einer Brechungsfurche berühren, während eine solche Brechungsfurche am animalen Pole fehlt (Fig. 6). Die letzte Furchung ist demnach schon einigermassen läotrop gewesen, schon jetzt macht sich der spiralige Typus erkennbar, wie das auch bei anderen Formen regelmässig aufgemerkt wird. Conklin (1897) fand sogar, dass schon bei der allerersten Teilung der spiralige Furchungstypus zu Tage tritt. Im Stadium 2 bemerkte er nämlich, dass die Verbindungslinie der Kerne, wenn wir das Ei vom animalen Pole betrachten, nicht senkrecht zur Berührungsfläche der beiden Blastomeren steht, sondern einen stumpfen Winkel

damit macht. Bij Littorina habe ich hierauf leider nicht zur rechten Zeit geachtet.

Erwähnung verdient schliesslich die Tatsache, dass die Kerne der Blastomeren im Stadium 4 (Fig. 6) noch grösser sind als die beiden Kerne im ungefurchten Eie (Fig. 4, 5).

Nomenklatur, Furchungstabellen

Wie das in den neueren Untersuchungen zur Gewohnheit geworden ist, habe auch ich das System Wilsons, modifiziert nach Conklin, zur Bezeichnung der Zellen angewendet. Die Zellen der drei Quartette von Ektomeren, welche nunmehr nach einander abgeschnürt werden, werden mit den Buchstaben a, b, c und d belegt, — welche das Quadrant andeuten, — und diese mit einem Koeffizienten 1, 2 oder 3 versehen, welcher angiebt, zu welchem Quartette die Zelle gehört. Die Exponenten belehren uns weiter über die Furchungen, welchen die betreffende Zelle ihr Dasein verdankt. Bei jeder Furchung vermehrt sich ihre Zahl mit einem, und zwar bekommt die nach dem animalen Pole abgeschnürte Tochterzelle immer den Exponenten 1, die nach dem vegatativen Pole abgeschnürte den Exponenten 2.

Dexiotrop nennen wir mit Lillie (1895) eine Furchung, wobei die nach dem animalen Pole gekehrte Tochterzelle sich in der Weise hinsichtlich der nach dem vegetativen Pole gekehrten verschoben hat, dass diese Bewegung, von der animalen Seite des Eies betrachtet, in der Richtung des Zeigers einer Uhr stattgefunden hat. Das Umgekehrte ist eine dexiotrope Furchung.

Weiterhin wurden drei Tabellen angefertigt, worauf der Furchungsverlauf in jedem der vier Quadranten graphisch dargestellt ist. Weil die Furchung in den beiden vorderen Quadranten, A und B, in ähnlicher Weise verläuft, wurde hierfür bloss eine Tabelle angefertigt. Man kann aus diesen Tabellen leicht ersehen, aus welchen Zellen sich das Ei in einem gegebenen Stadium, z.B. dem Stadium 100, zusammensetzt, indem man die horizontale Linie, welche dem Ziffer 100 entspricht, verfolgt. Jedesmal wenn dieselbe eine vertikale Linie schneidet, hat man eine Zelle. Um-

gekehrt lässt sich daraus natürlich gleich ersehen, in welchem Stadium eine willkürliche Furchung erfolgt. Mit einem aufrechten Pfeile sind dexiotrope, mit einem umgekehrten Pfeile läotrope Teilungen angedeutet.

Blau ist das Entoderm, rot das Mesoderm (das primäre und das sekundäre) angegeben.

Bildung des Ektoblasten

Durch die nächsten drei Teilungen der vier Makromeren wird der ganze Ektoblast gesondert.

Erstes Quartett. — Die dritte Teilung ist inäqual und dexiotrop, wie das bei Gastropoden mit rechtsgewundener Schale die Regel ist. Am animalen Pole entstehen vier kleinere Zellen, das erste Mikromerenquartett. Ueber das Grössenverhältnis dieser Zellen zu den vier Makromeren am vegetativen Pole giebt Fig. 7 genügend Aufklärung.

Zweites Quartett, Trochoblasten. — Der Uebergang zum Stadium 16 (Fig. 8) erfolgt in der Weise, dass zuerst die vier Makromeren sich teilen, welchen Teilung sofort diejenige der vier Mikromeren folgt. Diese Teilungen lassen sich auch am lebenden Eie, besonders bei auffallendem Lichte, ganz gut beobachten. Alle Teilungen sind läotrop und alternieren mit den vorhergenden. Die Teilung der vier Makromeren ist inäqual, es werden nach der animalen Seite vier kleinere Zellen abgeschnürt, welche das zweite Mikromerenquartett darstellen, während am vegetativen Pole vier grössere übrigbleiben. Die Zellen des zweiten Mikromerenquartetts sind ein wenig grösser als diejenigen des ersten Mikromerenquartetts. Unter sich sind sie alle gleich und von einer Abweichung im D-Quadrant, wo bei Anneliden und Lamellibranchiern die Zelle 2 d, der erste Somatoblast, sich im Allgemeinen durch bedeutendere Grösse von den übrigen Zellen diese Quartettes auszeichnet, ist hier nicht die Rede, ebensowenig wie bei anderen bis jetzt untersuchten Gastropoden.

Die Teilung der Zellen des ersten Mikromerenquartetts dagegen ist nahezu äqual. Diese Zellen, welche im Stadium 8 hinsichtlich

der Makromeren um 45° nach rechts verschoben lagen, wandern durch die Bildung des zweiten Mikromerenquartetts, welche in entgegengesetzte Richtung, läotrop, erfolgt, wieder zurück, sodass ihre Lage wieder ungefähr mit derjenigen der Makromeren übereinstimmt (Fig. 8). Von den acht Zellen, woraus jetzt das erste Mikromerenquartett sich zusammensetzt, umgeben die vier oberen den animalen Pol, während die vier unteren nieder- und auswärts gedrungen sind. Diese vier letztgenannten Zellen sind in der Literatur bekannt als die „primären Trochoblasten" (Wilson 1892) oder „turret-cells" (Conklin 1897). Nach Robert (1902) liefern ihre Nachkommen bei *Trochus* den Wimperring der Trochophora bei dessen Aufbau sie auch bei *Littorina* wahrscheinlich die Hauptrolle spielen. Sie liegen später zwischen den Armen des sog. Molluskenkreuzes.

Drittes Quartett, erste Teilung des zweiten Quartetts. — Ungefähr gleichzeitig vollziehen sich jetzt die Bildung des dritten, letzten Ektomerenquartetts, und die Teilung des zweiten Quartetts. Beide Teilungen sind diesmal wieder dexiotrop. Diejenige der Zellen des zweiten Mikromerenquartetts ist äqual, diejenige der Makromeren nicht völlig. Dennoch ist die Furchung der Makromeren diesmal bei weitem nicht so ausgeprägt inäqual als bei der Bildung des ersten und des zweiten Mikromerenquartetts, und die Zellen des dritten Mikromerenquartetts, welche in Grösse ungefähr übereinstimmen mit denjenigen der beiden vorhergehenden, sind bloss wenig kleiner als ihre Schwesterzellen, die Makromeren. Bei *Fiona*, deren Eifurchung von Casteel verfolgt wurde und bei den Pulmonaten *Physa* und *Planorbis*, macht sich sogar kein Grössenunterschied zwischen den beiden Zellengruppen bemerkbar. Dies hängt offenbar zusammen mit dem Dotterreichtum des Eies, worüber im nächsten Kapitel gehandelt wird.

Gleichzeitig mit der Bildung des letzten Mikromerenquartetts findet auch eine dexiotrope Teilung des zweiten Quartetts statt, deren Verlauf äqual ist. Die Teilung des ersten Mikromerenquartetts erfolgt erst ein wenig später, sodass das Ei einige Zeit im Stadium 24 verharrt. Dieses Stadium hat noch immer einen

völlig radiär symmetrischen Bau und die Zusammensetzung aller vier Quadranten ist dieselbe. Eine Abbildung habe ich nicht gegeben, aber die Ansicht von der animalen Seite stimmt vollständig überein mit derjenigen des Stadiums 25, abgebildet in Fig. 10. Das erste Quartett enthält acht Zellen, von denen die vier oberen am animalen Pole ein Kreuz bilden, in dessen Ecken die vier unteren, die „Trochoblasten" oder „turret-cells" liegen. Auch das zweite Mikromerenquartett ist aus acht Zellen zusammengesetzt, das dritte aus vier, während zu unterst die vier Makromeren liegen. Die Trennung des Ekto- und Entoderms ist jetzt vollendet, die vier Makromeren liefern das Entoderm, während das Mesoderm zum Teil aus dem Makromerenquartette, zum Teil am dem dritten Mikromerenquartette hervorgehen wird. Eine kleine Furchungshöhle befindet sich im Innern.

Auftreten des Mesentoblasten

Im Stadium 24 findet nunmehr die merkwürdige Teilung statt, welche dem Mesentoblasten 4 d das Dasein schenkt. Hierbei nimmt die bis jetzt nicht gestörte radiäre Symmetrie ein Ende. In der von den übrigen Makromeren in keiner Hinsicht verschiedenen Zelle 3 D, mit welchem Buchstaben denn auch bis jetzt bloss willkürlich eins der Makromeren angedeutet werden konnte, tritt eine Spindel auf, bald von einer Einschnürung der Zelle gefolgt, welche dieselbe in eine grössere und eine kleinere Hälfte teilt (Fig. 9). Ausser dieser Einschnürung als Vorbereitung zur Teilung zeigt die Zelle zu gleicher Zeit ein ausgeprägtes Bestreben in das Ei hineinzudringen, wodurch die Furchungshöhle völlig verschwindet. Die Teilung (Fig. 9) ist eine sehr inäquale, am vegetativen Pole wird eine kleine Zelle 4 D gebildet, welche eine oberflächliche Lage einnimmt, während das viel grössere 4 d bloss eine verhältnismässig recht geringe freie Oberfläche besitzt, aber tief in das Innere des Eies vordringt, wie in Fig. 12 an dem mit punktierter Linie angegebenen optischen Längsschnitt deutlich sichtbar ist. Wie Fig. 11 zeigt, is diese Teilung schwach läotrop.

Das Ei ist also in das Stadium 25 getreten. Von jetzt an sind die vier Quadranten unter einander nicht mehr gleich und lässt sich immer mit Gewissheit bestimmen mit welchem der Buchstaben A, B, C und D ein jedes angedeutet werden soll. Das Quadrant D weist die Hinterseite, das Quadrant B die Vorderseite des Eies und des künftigen Embryos an, die Quadrante A und C die linke und die rechte Seite.

Die Bildung des Mesentoblasten 4d erfolgt in völlig übereinstimmender Weise im Stadium 24 bei *Crepidula*, *Fiona*. *Planorbis*, *Limax* und auch bei dem durch seine Grösse so auffallenden *Fulgur*-Ei, obgleich hier zu gleicher Zeit eine Teilung sämtlicher zwanzig Mikromeren erfolgt. Bei *Physa* findet kurz vor der Abschnürung von 4d schon wieder eine Teilung des zweiten Quartetts statt, wodurch das Stadium 28 schon erreicht ist. Es war Conklin (1897), der bei *Crepidula* zuerst dartat, dass die Zelle 4d nicht ausschliesslich Mesoderm liefert, sondern auch noch beiträgt zur Bildung des hinteren Abschnittes des Darmtractus. Zwar hatte Heymons (1893) die Teilungen dieser Zelle schon beschrieben, aber gemeint, dass alle die Tochterzellen derselben zu Mesodermzellen wurden. Von Conklin wurde darauf, in Nachfolgung Wilsons, der Name Mesentoblast (ME) für die Zelle 4d eingeführt.

Wir haben gesehen, wie nach der Teilung der Makromeren, wobei das dritte Mikromerenquartett gebildet wurde, und der gleichzeitig stattfindenden Furchung des zweiten Mikromerenquartetts, nicht sofort eine Teilung des ersten Quartetts folgte, sondern erst eine Ruhepause im Stadium 24 eintrat, während welcher der Mesentoblast gebildet wird. Trochus weist dieses Ruhestadium von 24 Zellen nicht auf: während das dritte Quartett gebildet wird und das zweite seine erste Teilung vollbringt, teilen sich zugleich alle acht Zellen des ersten Quartetts wieder. Beim Ei von *Trochus* bewährt sich also länger die Regel, dass jedes folgende Stadium aus dem vorangehenden entsteht durch gleichzeitige Teilung sämtlicher Zellen des Eies, und diese Erscheinung hängt ohne Zweifel zusammen mit dem späteren Auf-

treten des Mesentoblasten, der hier erst im Stadium 49 erscheint. Vielleicht ist der Zustand bei *Trochus* der ursprünglichere und müssen wir annehmen, dass das Auftreten des Mesentoblasten im Laufe der phylogenetischen Entwicklung immer mehr verfrüht ist und eine immer früher auftretende Störung in der regelmässigen Folge der Zellteilungen verursacht hat.

Einfluss des Dotterreichtums

Die vier Zellen des vierzelligen Stadiums schnüren je drei Mikromeren nach einander ab, welche unter sich alle ungefähr gleich gross sind. Hieraus folgt, dass die erste Teilung am meisten inaequal ist, die letzte am wenigsten, und dass die Ungleichheit der Teilungen mit jeder folgenden Teilung abnimmt. Je dotterreicher nun das Ei ist, um so beträchtlicher ist der Grössenunterschied zwischen den animalen und vegetativen Zellen und um so beträchtlicher also auch die Ungleichheit der Teilungen, welche die Trennung derselben bewirken. Bei sehr dotterreichen Eiern ist diese Ungleichheit so gross, dass nach Abtrennung der drei Mikromerenquartette die übrigbleibenden Makromeren noch viele Male grösser sind als sämtliche von denselben abgeschnürten Mikromeren. Bei wenig dotterreichen Eiern dagegen ist es möglich, dass die übrigbleibenden Makromeren schliesslich nicht grösser sind als die von denselben abgeschnürten Mikromeren. Den ersteren Fall finden wir nach den interessanten Untersuchungen Conklins z. B. bei den Eiern von *Fulgur carica* und *Sycotypus canaliculatus* verwirklicht, deren Diameter resp. 1700 und 1000 μ beträgt. Ungeachtet dieser sehr beträchtlichen Dimensionen ist die Furchung total und verläuft vollständig nach dem für die Gastropoden allgemein gültigen Schema. Auch hier werden nicht mehr als drei Quartette von Mikromeren abgetrennt, welche aber so winzig sind in Hinsicht auf die riesigen übrigbleibenden vier Makromeren, dass sie zusammen als ein flaches Plättchen in der Mitte obendrauf liegen. Dennoch liefern diese drei Mikromerenquartette durch fortgesetzte Teilung auch hier das ganze Ektoderm. Das gegenüberliegende Extrem zeigt uns offenbar z. B. das Ei der

Fiona, dessen Diameter nur 80 μ beträgt und das also wohl eines der kleinsten und dotterärmsten Molluskeneier darstellt. Ohne Zweifel hängt denn auch hiermit die oben erwähnte Tatsache zusammen, dass nach der Abtrennung der drei Mikromerenquartette die übrigbleibenden Makromeren nicht grösser mehr als diese Mikromeren sind, m. a. W. die Teilung, wodurch das dritte Mikromerenquartett entsteht, eine äquale ist. „Nor indeed," sagt denn auch Casteel, „do the macromeres appear at this stage to contain much more yolk than the micromeres". Hieran schliessen sich die Pulmonaten *Physa* und *Planorbis* an, während bei *Limax* die Zellen des dritten Quartetts sogar deutlich grösser sind als die übrigbleibenden Makromeren. Zwischen diesen beiden Extremen steht nun *Littorina obtusata* in der Mitte, sei es auch viel näher bei der letztgenannten Gruppe als bei *Fulgur*. Der Diameter des Eies beträgt hier 200 μ und die übrigbleibenden Makromeren sind ein wenig grösser als die abgeschnürten Mikromeren. Der Verlauf der Teilung, welche das dritte Mikromerenquartett liefert, ist also offenbar ein guter Massstab zur Beurteilung des relativen Dotterreichtums des Gastropodeneies. Noch anschaulicher Resultate liefert aber ein Vergleich der nächsten Teilung, wobei 4 d abgetrennt wird.

Während bei *Littorina* die übrigbleibende Zelle 4 D viel kleiner ist als der Mesentoblast 4 d, ist das Gegenteil in noch stärkerem Masse der Fall bei *Fulgur:* dort ist 4 D so viele Male grösser als 4 d, dass die zuerstgenannte Zelle den Namen Makromer mit Ehren behauptet und zwischen ihr und den nicht weniger riesenhaften Makromeren 3 A, 3 B und 3 C augenscheinlich kein Unterschied sich entdecken lässt. 4 d dagegen nähert sich mehr den Zellen des dritten Mikromerenquartetts und stimmt in dieser Hinsicht also mit *Littorina* überein. Indessen ist ihr von der Fülle des Dotters offenbar doch auch ein solcher Teil zugegangen, dass sie bei Fulgur verhältnismässig doch wohl grösser ist in Bezug auf 3 d als bei *Littorina*, wie winzig sie auch erscheint gegenüber das riesige 4 D. Wir sehen jedenfalls, dass das Grössenverhältnis von 4 d und 4 D in noch stärkerem Masse vom Dotterreichtum

beeinflusst wird als das Verhältnis von 3 d und 3 D, und dürfen aus diesem Grunde erwarten, dass bei noch dotterärmeren Eiern als *Littorina* 4 D in Bezug auf 4 d noch kleiner ist. In der Tat ist bei *Fiona* 4 D bloss ein sehr kleines Zellchen, in Bezug auf 3 A, 3 B und 3 C deutlich kleiner als bei *Littorina*, wie aus den Abbildungen Casteels hervorgeht. Dasselbe ist der Fall bei *Physa fontinalis*, wo das Ei ebenfalls einen Diameter von 80—100 μ besitzt. Und auch *Trochus magus*, wo der Diameter 115 μ beträgt, *Umbrella*, mit einem Diameter von 95 μ, und *Planorbis*, wo der Diameter 130 μ beträgt, sind zu dieser Gruppe zu rechnen Weiterhin würde man erwarten dürfen, dass bei Eiern, welche in Dotterreichtum zwischen denjenigen von *Littorina littorea* und *Fulgur carica* die Mitte halten, die Teilung, wodurch 4 d erzeugt wird, ungefehr äqual verläuft und 4 d in Grösse mit 4 D übereinstimmt. Beispiele hiervon lassen sich zurzeit noch nicht geben.

Dass indessen der Diameter eines Eies keineswegs als ein direktes Mass für den relativen Dotterreichtum gelten darf, sogar bei so grosser Uebereinstimmung im Furchungsverlauf, geht deutlich aus einem Vergleiche mit *Crepidula fornicata* hervor. Die Eier dieser Art haben nach Conklin einen Diameter von 112 μ, gegen *Littorina obtusata* 200 μ. Dennoch is die Eifurchung viel stärker inaequal als bei *Littorina:* die Makromeren sind im Verhältnis zu den Mikromeren bedeutend grösser und hiermit stimmt überein, dass der Mesentoblast beträchtlich kleiner ist als das Makromer 4 D, obgleich der Unterschied nicht so enorm ist wie bei Fulgur. Ebenso wie bei der letzteren Art hält 4 d in Grösse und Dotterreichtum die Mitte zwischen den Zellen des dritten Quartetts, z. B. 3 d, und den Makromeren, z. B. 4 D, und nimmt also in dieser Hinsicht eine Mittelstellung zwischen Ekto- und Entoderm ein. Vergleichen wir die Eifurchung von *Littorina obtusata* mit derjenigen der übrigen untersuchten Gastropoden, welche Eier mit grösserem oder geringerem Diameter besitzen, so gelangen wir zum Schluss, dass der verhältnismässig grosse Diameter ihrer Eier nicht die Folge eines relativ hohen Dottergehalts ist. Zeigt doch die Furchung viel mehr den Charakter

dotterarmer als dotterreicher Eier. Nebenbei sei hier noch erwähnt, dass bei *Littorina littorea*, wo der Diameter des Eies 120 μ beträgt, also viel weniger als bei *L. obtusata*, dennoch die dritte Teilung (Abschnürung des 1. Mikromerenquartetts) deutlich stärker inäqual ist als bei *L. obtusata!*

Sofort werden wir sehen, dass dieselben Betrachtungen, wozu uns. das Grössenverhältnis von 4 d zu 4 D veranlasste, auch für 4a—4c in Bezug auf 4 A—4 C gelten.

Teilung sämtlicher Mikromeren und des Mesentoblasten

Nachdem der Mesentoblast gebildet ist, treten zuerst in den vier oberen Zellen des ersten Quartetts, welche also am animalen Pole liegen, Spindeln auf, (Fig. 13) und findet eine dexiotrope und inäquale Teilung statt, wodurch am animalen Pole vier kleine Zellchen entstehen und nach aussen und abwechselnd mit den vorigen vier grössere, die sog. „Basalzellen" des Kreuzes.

Die Teilung der unteren und äusseren Zellen des zweiten Quartetts, der Trochoblasten, welche bei Trochus mit derjenigen der oberen zusammenfällt, lässt hier auf sich warten, und bevor sie auftritt erfolgt schon wieder eine Teilung des zweiten und gleich darauf des dritten Quartetts, während erst ungefähr gleichzeitig mit der darauf folgenden Furchung der Makromeren diejenige der Trochoblasten stattfindet. Sie sind also eine Generation hinter den übrigen Zellen zurück geraten.

Betrachten wir nunmehr die obenerwähnten Zellteilungen näher. Die Teilungen der vier Zellenpaare, woraus das zweite Quartett zusammengesetzt ist, finden alle ungefähr gleichzeitig statt. Geringe Schwankungen können hier vernachlässigt werden. In Fig. 13 sehen wir in 2 d^1 schon eine Spindel, während die Teilung der oberen Zellen des ersten Quartettes noch in vollem Gange ist. In Fig. 14 finden sich alle Zellen des zweiten Quartetts in Teilung. Diese Teilungen sind alle läotrop, senkrecht zur vorigen, dexiotropen Teilung, und inäqual. Von jedem Paar Zellen

in jedem Quadrante trennt, wie schon aus Fig. 14 erhellt, die linke, oder in der Sprache der Cell-lineage die rechte, und obere ein kleines Zellchen nach der animalen Seite, die untere dagegen ein kleines Zellchen nach der vegetativen Seite des Eies ab, sodass zwei grössere Zellen übrigbleiben, welche ungefähr auf derselben Breite liegen. Die vier nach der animalen Seite abgegebenen Zellchen $2\,a^{11} - 2\,d^{11}$ sind die sog. „tip-cels" des Molluskenkreuzes, welches hiermit fertiggestellt ist. Die acht grossen Zellen $2\,a^{12} - 2\,d^{12}$ und $2\,a^{21} - 2\,d^{21}$ werden wir als die Mittelzellen des zweiten Quartetts bezeichnen.

Hierauf folgt die Teilung des dritten Quartetts, welche sich in merkwürdiger Weise von der Zelle 4 d beeinflusst zeigt. Während ja bei *Trochus*, wo diese Zelle erst später auftritt, die Teilung der vier Zellen des dritten Quartetts, hier verhältnismässig kleiner als bei *Littorina*, in allen Quadranten denselben Charakter aufweist, d. h. ungefähr äqual verläuft, ist dies hier nicht der Fall, sondern weichen die beiden jederseits des Mesentoblasten befindlichen Zellen ab von den beiden vorderen, wodurch also der bilateral symmetrische Charakter der Zusammensetzung des Eies, welcher die Folge des Auftretens von 4 d ist, noch verstärkt wird. Während die Teilung der beiden vorderen Zellen nahezu äqual vor sich geht, ist diejenige der beiden hinteren ausgeprägt inäqual: es werden nach der vegetativen Seite zwei kleine Zellchen $3\,c^2$ und $3\,d^2$ abgetrennt, welche sich gegen den Mesentoblasten legen, während zwei sehr grosse Zellen übrigbleiben. Alle diese Teilungen tragen einen läotropen Charakter. In fig. 16 ist $3\,d^2$ schon gebildet, $3\,c^2$ dagegen noch nicht, während 3 a und 3 b in der Teilung begriffen sind. Zu gleicher Zeit ist auch im Mesentoblasten eine Spindel aufgetreten (Fig. 16) und teilt dieser sich in zwei gleiche Hälfte (Fig. 18).

Schliesslich teilen sich auch die drei Makromeren in läotropem Sinne, und zwar in der Weise, dass die drei äusseren Zellen 4 a—4 c grösser sind als die drei am vegetativen Pole, 4 A—4 C. Doch sind diese Teilungen weniger ausgeprägt inäqual als diejenige von 3 D, wodurch der Mesentoblast entstand, sodass 4 D

kleiner ist als 4 A — 4 C, woraus sich also schliessen lässt, dass wahrscheinlich 4 d ein wenig grösser als 4 a—4 c war. Während *Fiona*, *Physa* und *Planorbis* darin völlig mit Littorina übereinstimmen, sind bei *Fulgur* die Verhältnisse ein wenig anders. Die Teilung der riesigen Makromeren 3 A—3 C, welche auch hier ein wenig später stattfindet als die Bildung von 4 d, verläuft hier in der Weise, dass 4 a—4 c beträchtlich kleiner sind als 4 A—4 C, obgleich auf der andren Seite doch auch hier wieder beträchtlich grösser als die Mikromerenquartette und, im Gegensatz zu *Littorina*, als 4 d, sodass hierin ihre entodermale Natur deutlich zu Tage tritt. Das Nämliche gilt für *Crepidula fornicata*, welche in Dotterreichtum offenbar noch näher bei Fulgur als bei *Littorina* steht, wenngleich der Diameter des Eies geringer ist als bei der letzteren. Zu ihrer Mittelstellung zwischen beiden stimmt, dass 4 d hier ungefähr gleich gross ist als 4 a—4 c (s. oben). Während bei *Littorina*, *Fiona*, *Physa*, *Crepidula* und *Fulgur* die Teilung von 3 D in Bezug auf 3 A—3 C verfrüht ist, ist sie bei *Trochus* gerade verspätet und findet erst statt nach der Teilung der übrigen Makromeren, obgleich schon von seinem Auftreten im Stadium 24 an in 3 D eine Neigung zum Eindringen in das Blastocoel sich offenbart.

Jetzt erst findet endlich eine äquale, dexiotrope Teilung der vier Trochoblasten statt, womit das Stadium 49 erreicht ist. Die Teilung der Trochoblasten bleibt also zwar zurück bei derjenigen der übrigen Zellen, aber doch lange nicht so stark als dies z. B. bei Crepidula der Fall ist, wo die beiden vorderen sich nicht teilen bis das Ei über 100 Zellen zählt, während Conklin eine Teilung der hinteren gar nicht mehr beobachtet hat. Sie sind daselbst denn auch nur wenig entwickelt und verhältnismässig kleiner als bei *Littorina*. *Littorina* hält in dieser Hinsicht zwischen *Crepidula* und *Trochus* die Mitte: bei *Trochus* hält ja die Teilung der Trochoblasten völlig gleichen Schritt mit derjenigen der übrigen Zellen. Bei der Betrachtung des Stadiums 64 wird dies näher einleuchten. Bei *Fiona* findet die Teilung der Trochoblasten ungefähr im Stadium 60 statt, später also als bei *Littorina*.

Die Zusammensetzung des Stadiums 49 (Fig. 17 und 18) ist also:

Ectomeren des 1. Quartetts:	apicale Rosettenzellen:	$1\,a^{11}-1\,d^{11}$	4
	Basalzellen des Kreuzes:	$1\,a^{12}-1\,d^{12}$	4
	Trochoblasten:	$1\,a^{21}-1\,d^{21}$ $1\,a^{22}-1\,d^{22}$	8
Ectomeren des 2. Quartetts:	End(tip-)zellen des Kreuzes:	$2\,a^{11}-2\,d^{11}$	4
	Mittelzellen des 2. Quartetts:	$2\,a^{12}-2\,d^{12}$ $2\,a^{21}-2\,d^{21}$	8
	Untere Zellen des 2. Quartetts:	$2\,a^{22}-2\,d^{22}$	4
Ectomeren des 3. Quartetts:		$3\,a^{1}-3\,d^{1}$ $3\,a^{2}-3\,d^{2}$	8
Mesentoblasten:		$ME^1+ME^2(=4\,d)$	2
Entomeren:	Secundäre Makromeren = Entomeren des 4. Quartetts:	$4\,a-4\,c$	3
	Primäre Makromeren:	$4\,A-4\,D$	4
			49

Uebergang in das Stadium 65 (Fig. 19 und 20)

Zuerst erfolgt nunmehr eine Teilung der beiden Mesentoblasten (Fig. 19), deren jeder nach der Oberfläche eine kleinere Zelle abschnürt, wobei die Trennung von Ento- und Mesoderm vollzogen wird. Diese beiden kleineren Zellen benehmen sich weiterhin als Entodermzellen, während die beiden zurückbleibenden grösseren allmählich von der Oberfläche in die primäre Leibeshöhle verschwinden (Fig. 26) und zu den Teloblasten des Mesoderms werden.

Es folgt jetzt eine grössere Zahl ungefähr gleichzeitig oder kurz nach einander statt findender Teilungen der Ectomeren. Zunächst eine Teilung der Endzelle $2\,d^{11}$, während die drei übrigen Tipzellen der Kreuzarme ungeteilt bleiben. Diese Furchung ist dexiotrop und nahezu äqual. Darauf folgt die Teilung der Basalzellen $1\,a^{12}$—$1\,c^{12}$ (Fig. 20), während jetzt umgekehrt $1\,d^{12}$ ungeteilt bleibt. Diese Teilungen sind kaum mehr dexiotrop zu nennen, sie sind nahezu radial, und inäqual. Nach dem animalen Pole wird eine kleine Zelle $1\,a^{121}$—$1\,c^{121}$ abgetrennt, während nach aussen eine grössere übrigbleibt ($1\,a^{122}$—$1\,c^{122}$), die Mittelzelle der Kreuzarme. Die Abweichung von der radialen Symmetrie des Eies zu der bilateralen ist hierdurch aufs neue vergrössert, die vier Arme des Kreuzes haben eine ungleiche Zusam-

mensetzung erhalten, der Arm D weicht ab von den Armen A—C. Im letzteren haben allein die Basalzellen sich geteilt, in den ersteren allein die Endzelle.

Noch mehr prägt sich diese bibaterale Symmetrie aus durch die gleichzeitig stattfindende äquale und äquatoriale Teilung von $3\,c^1$ und $3\,d^1$, während $3\,a^1$ und $3\,b^1$ vorläufig ungeteilt bleiben.

Weitere Teilungen des ersten Quartetts finden noch nicht statt. Die Reihe ist zunächst an den vier Paaren Mittelzellen des zweiten Quartetts $2\,a^{12}$—$2\,d^{12}$ und $2\,a^{21}$—$2\,d^{21}$, welche sich alle ungefähr gleichzeitig teilen, ausgenommen wieder $2\,d^{12}$ und $2\,d^{21}$, welche in der Regel einen kleinen Vorsprung haben (Fig. 20). In allen Quartetten unterscheidet sich also die hintere Zellgruppe oder Zellgruppen von den vorderen und seitlichen. Die Teilungen der Mittelzellen des zweiten Quartetts sind ungefähr äqual. Diese Zellen liegen paarweise neben einander hinter den Endzellen des Kreuzes, wenn man das Ei von der animalen Seite betrachtet. Während der Teilung werden die vorderen Tochterzellen auf der linken und der rechten Seite der Endzellen nach vorn geschoben (Fig. 20) und so geschieht es, dass die Teilungen von $2\,a^{21}$—$2\,d^{21}$ läotrop, diejenigen van $2\,a^{12}$—$2\,d^{12}$ dagegen dexiotrop gerichtet sind. Um jede Endzelle liegen also nach Beëndigung vier dieser Zellen in einem Bogen, z. B. $2\,a^{211}$, $2\,a^{212}$, $2\,a^{122}$, $2\,a^{121}$ um $2\,a^{11}$, u. s. w.

In dieser Weise ist das Stadium 65 zum Stande gekommen (Fig. 21 und 22). Vergleichen wir dieses Stadium einmal mit dem Stadium 64 von *Trochus*, so zeigt sich, wie viel regelmässiger die Zusammensetzung des letzteren ist. Es ist nämlich dadurch erreicht, dass sämtliche Zellen des Eies sich jedesmal ungefähr gleichzeitig geteilt haben, sodass der Verlauf dieser Teilungen sich darstellen lässt durch $2 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2 = 64$. Bloss die Teilung von 3 D ist ein wenig verspätet hinsichtlich der übrigen Makromeren, hat aber dennoch stattgefunden bevor weitere Teilungen erfolgt sind. Auch der Charakter der Teilungen in den vier Quadranten ist immer derselbe gewesen, nie war in einem Quadrante eine Teilung äqual, welche in den anderen in-

äqual war. Die einzige Ausnahme bildet wieder 3 D. Und auch die regelmässige Abwechslung von dexiotropen und läotropen Teilungen ist nie verstört worden. Alles dies lässt sich von Littorina nicht sagen, zahlreich sind hier die Abweichungen. Zur Vergleichung diene das folgende Schema:

	Trochus	Littorina
1. Mikromerenquartett . .	$4 \times 2 \times 2 \times 2 = 32$	$4 \times 2 \times 2 + 3 = 19$
2. „ . .	$4 \times 2 \times 2 = 16$	$4 \times 2 \times 2 + 8 + 1 = 25$
3. „ . .	$4 \times 2 = 8$	$4 \times 2 + 3 = 10$
Makromeren + Mesentoblast	$4 \times 2 = 8$	$4 \times 2 + 1 + 2 = 11$
	64	65

Die Abweichungen von der radiären Symmetrie sind offenbar alle die directe oder indirecte Folge des frühzeitigen Auftretens und der frühzeitigen weiteren Entwicklung des Mesentoblasten. Sie sind alle an der hinteren Hälfte des Eies erfolgt. Eine kurze Uebersicht möge hier noch einmal folgen:

1°. 3 D teilt sich eher und in andrer Weise als 3 A—3 C (Bildung des Mesentoblasten, welchen wir jetzt weiter ausser Betracht lassen).

2°. 3 c und 3 d teilen sich stark inäqual, 3 a und 3 b äqual.

3°. $3\,c^1$ und $3\,d^1$ teilen sich, $3\,a^1$ und $3\,b^1$ erst später.

4°. die Zellen $2\,d^{12}$ und $2\,d^{21}$ teilen sich ein wenig eher als $2\,a^{12}$—$2\,c^{12}$ und $2\,a^{21}$—$2\,c^{21}$.

5°. die Endzelle $2\,d^{11}$ teilt sich, die übrigen Endzellen $2\,a^{11}$—$2\,c^{11}$ erst später.

6°. die Basalzelle $1\,d^{12}$ teilt sich noch lange nicht, die übrigen Basalzellen $1\,a^{12}$—$1\,c^{12}$ wohl.

Alle diese Abweichungen von der radiären Symmetrie verleihen der Zusammensetzung des Eies ein bilateral-symmetrisches Gepräge. Dies erhält sich während des weiteren Furchungsverlaufs. Erst gegen das Eintreten der Gastrulation sehen wir bisweilen die radiäre Symmetrie wieder deutlicher zu Tage treten.

Weitere Entwicklung des Kreuzes und der Trochoblasten

Das Kreuz und die zwischen den Armen desselben sich befindenden Trochoblasten stellen zusammen die Zellen des ersten Mikromerenquartetts dar. Bloss die Endzellen der Kreuzarme, die „tip-cells", gehören zum zweiten Quartette.

Wir sahen das Kreuz zuerst auftreten beim Uebergang des Stadiums 25 in das Stadium 45, nach derjenigen Teilung der Apicalzellen, wobei die Basalzellen entstanden, und der Abtrennung der Endzellen durch die ungleiche Teilung von $2a^1$—$2d^1$. Es war in diesem Stadium (Fig. 15, 17) aus 12 Zellen zusammengesezt: den 4 kleinen Apicalzellen $1a^{11}$—$1d^{11}$, den 4 Basalzellen $1a^{12}$—$1d^{12}$, mit den vorhergehenden alternierend, und den 4 End- oder Tipzellen $2a^{11}$—$2d^{11}$. Bald nach der Fertigstellung des Kreuzes teilen sich die Trochoblasten, zwischen den Armen gelegen (Fig. 15), sodass ihre Zahl im Stadium 49 8 beträgt (Fig. 17). Die Zusammensetzung dieses Komplexes ist in allen Quadranten dieselbe. Die Arme des Kreuzes stimmen überein mit den Hauptachsen des Embryos, man kann einen vorderen, einen hinteren, einen linken und einen rechten Arm unterscheiden.

Beim Uebergang in das Stadium 65 sahen wir weiter die radiäre Symmetrie verloren gehen, durch das abweichende Benehmen des hinteren Armes. Während ja in dem vorderen und den seitlichen Armen die Basalzellen sich teilten und die Endzellen nicht, blieb im hinteren Arme die Basalzelle ungeteilt und teilte sich die Endzelle (Fig. 20).

Die Basalzellen, mit Ausnahme von $1d^{12}$ natürlich, sind also den übrigen Zellen des ersten Quartetts um eine Teilung voraus. Diese wird jetzt von den letzteren nachgeholt. Allererst teilen sich die apicalen Rosettzellen $1a^{11}$—$1d^{11}$ in läotropem Sinne, also regelmässig alternierend mit der Richtung der vorhergehenden, dexiotropen Teilung, und einigermassen inäqual, derart dass die Zellchen, welche am animalen Pole liegen bleiben, die inneren Rosettzellen, ein wenig kleiner sind als die peripheren, die äus-

seren Rosettzellen. Diese Teilung sehen wir vollzogen in Fig. 23. Auf dieser Abbildung sehen wir auch die äusseren Trochoblasten 1 a^{22}—1 d^{22} schon geteilt, auch läotrop, und ungefähr äqual. Bald folgen ihnen die inneren Trochoblasten, 1 a^{21}—1 d^{21}, nach, von welchen in Fig. 23 1 c^{21} schon eine Spindel enthält, 1 b^{21} sogar schon in Telophase sich befindet, während 1 a^{21} und 1 d^{21} noch in Ruhe sind. Derartige Unregelmässigkeiten kommen regelmässig vor. In anderen Eiern desselben Klümpchen findet man wieder ein wenig andere Verhältnisse, in diesem ist ein Quadrant ein wenig voraus, in jenem ein andres, ohne dass sich darin einige Regelmässigkeit entdecken lässt.

Im Stadium der Fig. 25 haben alle Trochoblasten sich geteilt und bilden sie folglich vier Vierergruppen. Zu gleicher Zeit aber ist schon wieder eine neue Teilung erfolgt in den Zellen 1 a^{122}—1 c^{122}, wobei der hintere Arm wieder eine Ausnahme bildet, weil hier sogar die vorhergehende Teilung noch nicht erfolgt ist. Die Teilung der Zellen 1 a^{122}—1 c^{122} ist eine äquale und kann ebensowenig wie die vorhergehende Teilung dexio- oder läotroop genannt werden, obgleich die Spindel anfangs deutlich dexiotrop liegt. Die Teilung ist senkrecht zu der vorhergehenden und ist folglich äquatorial. Bald folgt ihr eine etwas inäquale Teilung der Tipzellen, welche noch deutlich dexiotrop ist. Anfänglich liegen denn auch die etwas kleineren 2 a^{111}—2 c^{111} rechts vor 2 a^{112}—2 c^{112} (Fig. 27), ebenso wie das bei der schon früher erfolgten Teilung von 2 d^{11} der Fall war. Nachher aber ordnen sie sich oft mehr neben einander (Fig. 28 und 31). Bald darauf erfolgt die Teilung der Basalzellchen 1 a^{121}—1 c^{121}, welche äqual und äquatorial ist. In dieser Weise ist die Längsspaltung der drei vorderen Arme vollzogen.

Der hintere Arm nimmt dauernd eine Ausnahmestellung ein. Hier hat erst jetzt diejenige Teilung stattgefunden, wobei gegen den animalen Pol ein kleineres Basalzellchen 1 d^{121} abgetrennt wird. Ist die Basalzelle also eine Teilung zurück bei denjenigen der übrigen Arme, die Endzelle ist gerade eine Teilung voraus. Die Zelle 2 d^{111} hat sich nämlich schon wieder geteilt, und zwar

in läotropem Sinne, und ist in zwei ungefähr gleich grosse oder besser gleich kleine Zellchen zerfallen.

Vergleichen wir in diesem Stadium (Fig. 27) das Kreuz von *Littorina* mit demjenigen der übrigen bis jetzt untersuchten Gastropoden, so zeigt sich die Uebereinstimmung mit Crepidula als die grösste. Auch hier war die Teilung der Basalzellen $1\,a^{12}$—$1\,c^{12}$ meridional, obgleich mehr äqual, und blieb $1\,d^{12}$ bei den übrigen zurück. Auch hier teilt die hintere Tipzelle sich eher als die übrigen, sei es auch nicht so viel früher als bei *Littorina*. Die Tipzellen des hinteren Armes sind hier deutlich grösser als diejenigen der übrigen Arme. Auch die Längsspaltung der Arme des Kreuzes zeigt bei *Crepidula* eine grosse Uebereinstimmung mit derjenigen bei *Littorina*. Auch hier bleibt der hintere Arm zurück bei den drei vorderen und erfolgt die erste meridionale Teilung der Basalzelle erst, wenn in den anderen Armen die Spaltung schon angefangen hat. Auch hier fängt diese Längsspaltung an mit der äquatorialen Teilung der Zellen $1\,a^{122}$—$1\,c^{122}$, welche in diesem Falle schon beginnt, wenn die Teilung der Rosettzellen noch nicht beendigt ist, noch ein wenig früher also als bei *Littorina*, wo sie entschieden nach der letzteren fällt (Fig. 23). Auch hier folgt dann weiter die Teilung der Tipzellen $2\,d^{11}$ und $2\,a^{11}$—$2\,c^{11}$ und der Basalzellen $1\,a^{12}$—$1\,c^{12}$. Das Kreuz bei *Crepidula* weist also eine sehr grosse Uebereinstimmung auf mit demjenigen bei *Littorina*. Völlig verschieden ist aber das Verhalten der Trochoblasten zwischen den Kreuzarmen. Bei *Littorina* hat in jedem Kwadrante der ursprüngliche Trochoblast sich zweimal geteilt, und demnach an vier Zellen das Dasein geschenkt. Bei *Crepidula* hingegen hat noch immer keine einzige Teilung stattgefunden und liegt der ursprüngliche Trochoblast noch immer als eine grosse Zelle in den Winkeln der Kreuzarme.

In dieser Hinsicht zeigt *Littorina* mehr Uebereinstimmung mit *Trochus*, wo im entsprechenden Stadium ebenfalls in jedem Kwadrante in völlig übereinstimmender Weise vier Trochoblasten entstanden sind. Was die Arme des Kreuzes selbst belangt, hier ist die Uebereinstimmung mit *Trochus* viel geringer als mit

Crepidula. Dies findet seinen Grund im Verhalten der Bazalzellen 1 a^{12}—1 d^{12}. Diese teilen sich bei *Littorina* und *Crepidula* zuerst meridional, darauf äquatorial, wobei der hintere Arm bei den übrigen zurückzubleiben anfängt. Bei *Trochus*, wo die regelmässige Aufeinanderfolge von dexio- und läotropen Teilungen, wie wir oben schon sahen, viel länger durchgeführt wird, ist dementsprechend die erste Teilung der Basalzellen läotrop, die zweite dexiotrop, während bald darauf eine abermalige Teilung der grössten der in dieser Weise entstandenen vier Zellen die Zahl der Nachkommen der Basalzelle zu fünf steigert. Bei der so entstandenen Konfiguration der Zellen des Kreuzes kann von einer Längsspaltung der Arme nicht mehr die Rede sein, und eine Vergleichung mit *Littorina* und *Crepidula* lässt sich schwerlich mehr durchführen.

Erwähnung verdient, dass auch bei *Trochus* der hintere Kreuzarm Abweichungen aufweist gegenüber den übrigen. So finden wir im hier geschilderten Stadium die Tipzellen in den drei vorderen Armen in zwei, im hinteren Arme schon in drei Zellen geteilt, genau wie es bei Littorina der Fall ist. Auch die Teilungen der Basalzelle im hinteren Arm zeigen eine Verzögerung in Hinsicht auf die übrigen Arme.

Besonders winzig sind wohl die Trochoblasten bei *Neritina*, deren Eifurchung von Blochmann (1881) verfolgt wurde bis in ein Stadium übereinstimmend mit demjenigen der Fig. 21. Das Kreuz von *Neritina* hat in diesem Stadium eine Zusammensetzung, übereinstimmend mit derjenigen von *Littorina*, wenngleich das Grössenverhältnis der Zellen ein wenig verschieden ist. Auch hier ist die Basalzelle des hinteren Armes derjenigen der übrigen Arme, sei es auch weinig, voraus und bleibt die Tipzelle dieses Armes zurück. Aber die Trochoblasten sind in diesem Stadium die kleinsten aller Zellen, viel kleiner sogar als die Rosettzellen, sodass die Zellen des zweiten und dritten Quartettes zwischen den Armen des Kreuzes bis nahe an den animalen Pol vordringen.

Bei *Fiona* weist die Entwicklung der Kreuzarme viele Unter-

schiede mit *Littorina* auf. Die erste Teilung der Basalzellen verläuft derart, dass, im Gegensatz zu *Littorina*, die Mittelzelle $1\,a^{122}$—$1\,d^{122}$ kleiner ist als die Basalzelle $1\,a^{121}$—$1\,d^{121}$. Bei der zweiten Teilung gehen jetzt die grossen Basalzellen voran. Die Spindel im vorderen Arme liegt meridional, im linken Arm (A) dexiotrop, im rechten (C) läotrop, im hinteren, der ein wenig zurückbleibt, meridional. Die weiteren Teilungen hat CASTEEL nicht mehr mit Gewissheit verfolgen können, aber es zeigt sich zur Genüge, dass hierin *Fiona* von *Littorina* abweicht, wie grosse Uebereinstimmung die Furchung beider bis zur Gastrulation übrigens auch aufweisen möge.

Ebenso wie bei *Fiona* ist auch bei *Physa* nach der ersten Teilung der Basalzellen die Mittelzelle $1\,a^{122}$—$1\,d^{122}$ kleiner als die Basalzelle $1\,a^{121}$—$1\,d^{121}$, und auch hier gehen die Basalzellen bei der nächsten Teilung, welche radial verläuft, voran, während die Mittelzellen $1\,a^{122}$—$1\,d^{122}$ bis zur Gastrulation ungeteilt bleiben. Bei all diesen Teilungen bleibt wieder der hintere Arm zurück. Die Längsspaltung der Arme ist hier wenig vollständig: die Tipzellen $2\,a^{11}$—$2\,d^{11}$ und die Mittelzellen $1\,a^{122}$—$1\,d^{122}$ bleiben ungeteilt, mit Ausnahme des vorderen Armes, wo beide Zellen sich teilen, und des hinteren Armes, wo die Mittelzelle sich teilt.

Aufs Engste schliesst sich hierbei auch *Planorbis* an, wo ebenfalls die Basalzelle sich zuerst, und zwar radial teilt, während die Mittelzellen sich gar nicht teilen. Auch in der Längsspaltung weist *Planorbis* grosse Uebereinstimmung mit *Physa* auf.

Wir sehen demnach, dass das Kreuz der Mollusken bei den verschiedenen Gastropoden keineswegs immer dieselbe Struktur aufweist. Morphologischer Wert ist demselben denn auch nicht beizulegen, das Kreuz ist einfach der Ausdruck der radiären Anordnung der Zellen um den animalen Pol, der regelmässigen Furchungsweise des Eies. Man könnte ebensogut ein Kreuz zusammenstellen aus den Trochoblasten mit den Rosettzellen, wobei dann die Basal- und Tipzellen des Molluskenkreuzes eben zwischen die Arme gelangen würden. Welches dieser beiden Kreuze am meisten entwickelt ist, hängt von den Zellen in den

acht Oktanten ab. So sind die Trochoblasten bei *Crepidula* und Neritina winzig und unbedeutend und tritt folglich das Mollusken-kreuz stark in den Vordergrund. Bei Anneliden dagegen sind die Trochoblasten kräftiger entwickelt, sodass, wie CONKLIN gezeigt hat, das Annelidenkreuz sich zu demjenigen von *Crepidula* verhält als Positiv und Negativ eines selben Bildes. Bei *Trochus*, *Littorina* und anderen Gastropoden ist dieser Gegensatz aber lange nicht so ausgeprägt, indem die Trochoblasten hier ebenfalls gut entwickelt sind. Sie stimmen also in dieser Hinsicht mehr mit den Anneliden überein.

Der Zeitpunkt der Gastrulation rückt jetzt allmählich näher, die Gestallt des Eies ist in diesem Stadium nicht diejenige einer kugelförmigen Blastula, sondern bedeutend abgeflächt in der Richtung der die Polen verbindenden Achse, wie z.B. aus Fig. 30 hervorgeht. Die Aehnlichkeit mit der Plakula der Ascidien ist unverkennbar, und dieser Name passt auch hier am besten. Infolge dieser platten Gestalt lässt sich das Zellenmosaik, besonders auf der noch am meisten flachen animalen Seite, recht gut beobachten und tritt das Kreuz viel deutlicher zu Tage als bei einer mehr gewölbten Oberfläche der Fall gewesen wäre.

Allererst tritt jetzt wieder eine Teilung der Trochoblasten auf, wobei in der Regel die beiden äusseren in jedem Quadrante vorangehen, aber sofort von den inneren gefolgt werden. Dies geht z.B. aus Fig. 28 und 31 hervor. Die Richtung der Furchungen ist verschieden und ist von der Lage der Zellen abhängig. Die Zahl der Trochoblasten wird demnach auf $4 \times 8 = 32$ gebracht. Zu gleicher Zeit treten aber auch schon wieder Spindeln auf in den peripheren und bald darauf auch in den apikalen Rosettenzellen, deren Zahl folglich verdoppelt wird. Fig. 31 stellt ein Ei dar, wobei die Gastrulation angefangen hat, wie aus dem medianen Querschnitt (Fig. 33) ersichtlich ist. Wir sehen, wie hier schliesslich der hintere Arm die übrigen eingeholt hat und auch hier die Längsspaltung stattgefunden hat. Ein Unterschied liegt jetzt noch bloss darin, dass die Tipzellen hier schon drei, bei den übrigen Armen erst zwei an der Zahl sind. Die radiäre Sym-

metrie ist hierdurch indessen wieder viel deutlicher geworden. Die letzten von mir beobachteten Teilungen beziehen sich auf die beiden „Mittelzellen" der Kreuzarme 1 a^{1222}—1 c^{1222} und 1 a^{1221}—1 c^{1221}.

Von den verschiedenen Eiern, welche ich in diesem Stadium beobachtet habe, lieferte wohl dasjenige das regelmässigste und am meisten typische Bild, wobei in den drei vorderen Armen in allen sechs genannten Zellen deutlich läotrope Spindeln anwesend waren, während im hinteren Arme, übereinstimmend mit Fig. 31, die betreffenden Zellen in Ruhe waren. Die Teilungen der Trochoblasten und der peripheren und apikalen Rosettenzellen waren vollendet. Indessen lassen sich in der Reihenfolge der Teilungen auch hier gewisse Schwankungen beobachten, welche ziemlich beträchtlich sind. Dies ist ersichtlich aus der Fig. 37, welche den animalen Pol eines Eies darstellt, wobei die Gastrulation nahezu vollendet war, ungefähr wie in Fig. 38. Die Teilungen der Trochoblasten sind alle vollendet, sie bilden vier Gruppen von acht Zellen, deren Kerne ich punktiert habe. Auch die Teilung der apikalen und peripheren Rosettenzellen hat sich vollzogen. Bei beiden Gruppen war dieselbe dexiotrop, bei den apikalen Rosettenzellen deutlicher als bei den peripheren. Die Teilung der letzteren war inäqual, nach aussen wird eine kleine Zelle abgeschnürt. Auch diejenige der apikalen Rosettenzellen ist nicht äqual, die am Pole liegenden Zellchen sind die kleinsten. Eines dieser Zellchen fehlt im abgebildeten Ei, vielleicht ist es in die Enge geraten zwischen den umliegenden Zellen und so nach innen gedrängt oder aber nach aussen. In einem andren derartigen Stadium traf ich sie alle vier, vermisste hier aber 1 b^{112}, ohne dass ich hierfür eine entscheidende Erklärung zu geben wage.

Betrachten wir jetzt aber die Kreuzarme, so zeigt sich, dass, wenn auch das Ei in allen Hinsichten weiter vorgeschritten ist als dasjenige der Fig. 31, dennoch die Längsspaltung des hinteren Armes noch nicht erfolgt ist und die Zellen 1 d^{122} und 1 d^{121} sich noch nicht geteilt haben. Im Vorderarm dagegen haben die Zellen 1 b^{1221} und 1 b^{1222} sich schon wieder geteilt und

zwar, obgleich die Spindeln, wie oben erwähnt, typisch läotrop waren (also noch immer alternierten mit den vorhergehenden Teilungen), äquatorial und ungleich, sodass die beiden mittleren Zellen kleiner sind als die beiden äusseren. Auch im linken Arm hat diese Teilung statgefunden, hier aber in läotropem Sinne. Von $1\,a^{1222}$ ist die äussere Tochterzelle, von $1\,a^{1221}$ die innere die kleinste. Im rechten Arm dagegen ist diese Teilung noch nicht erfolgt.

Die zuletzt geschilderten sechs Teilungen in den drei vorderen Armen wurden auch von Conklin bei *Crepidula* noch beobachtet und zwar in einer Weise, welche mit *Littorina* übereinstimmt. In allen drei Armen verlaufen die Teilungen hier aber äquatorial. Die Längsspaltung des hinteren Armes unterbleibt hier indessen völlig, dieser Arm wächst beträchtlich in die Länge aus. Auch die zuletzt beschriebenen Teilungen der apikalen und peripheren Rosettenzellen wurden von Conklin beobachtet, und sogar noch eine meridionale Teilung der Basalzellen in den drei vorderen Kreuzarmen. Das so sehr abweichende Verhalten der Trochoblasten bei *Crepidula* wurde schon hervorgehoben. Während bei *Littorina* in jedem Quadrante eine Gruppe von acht dieser Zellen liegen, haben sich die ursprünglichen Trochoblasten $1\,c^2$ und $1\,d^2$ bei Crepidula noch immer nicht geteilt und liegen sie als zwei grosse Zellen jederseits des schmalen, hinteren Armes. Der hinter den beiden Querarmen des Kreuzes befindliche Teil des ersten Quartetts breitet sich sehr in die Fläche aus und drängt das vor ihm liegende, sich schneller in kleinere Zellen zerlegende Komplex nach vorn. Die radiäre Symmetrie geht denn auch gänzlich verloren und wird von einer bilateralen Symmetrie ersetzt. Bei Littorina ist von alledem bis jetzt und auch später nicht die Rede, bis ins Trochophora-Stadium (oder das Stadium, welches sich hiermit vergleichen lässt, Fig. 42) bilden die Zellen des ersten Quartetts einen rundlichen Komplex, worin die hinteren Zellen sich ihrer Grösse nach nicht von den vorderen unterscheiden.

Aehnliches wie bei *Crepidula* findet auch bei *Physa* statt, aber

weniger ausgeprägt. Die Zahl der Trochoblasten beträgt hier in einem entsprechenden Stadium bloss zwei in jedem Quadrante. Es sind grosse Zellen, bei denen von WIERZEJSKY keine weiteren Teilungen beobachtet wurden. Eine Spaltung des hinteren Armes findet hier statt, die Tipzelle aber bleibt, ebenso wie in den beiden Seitenarmen, ungeteilt. *Planorbis* schliesst sich hieran an, allein unterbleibt die Spaltung des hinteren Armes.

Littorina noch wieder ein wenig näher, was die Zahl der Trochoblasten anlangt, steht Fiona, wo ihre Zahl in jedem Quadrante vier beträgt.

Bei der Vergleichung der Zusammensetzung des Kreuzes und der Trochoblasten mit derjenigen bei den anderen bisher untersuchten Gastropoden (*Crepidula*, *Fiona*, *Umbrella*, *Physa*, *Planorbis*, *Trochus*) gelangen wir schliesslich zum Schlusse, dass *Littorina* hierin das eine Mal eine auffallende Uebereinstimmung mit dieser, dann wieder mit jener Form aufweist, ohne dass sich entscheiden lässt, welche derselben ihr am nächsten steht. Dieselbe Form, womit *Littorina* in einer Hinsicht die grösste Uebereinstimmung aufweist, weicht in einer andren Hinsicht eben am weitesten von ihr ab, und umgekehrt. So stehen z. B. nach der Zusammensetzung der Kreuzarme *Physa* und *Fiona* gegenüber *Littorina*, während *Crepidula* zwischen beiden Gruppen die Mitte hält. Der Unterschied findet vornehmlich darin seinen Grund, dass die Basalzelle, $1\,a^{12}$—$1\,d^{12}$, sich bei *Physa* und *Fiona* in der Weise teilt, dass die äussere Tochterzelle $1\,a^{122}$—$1\,d^{122}$ beträchtlich kleiner ist als die innere $1\,a^{121}$—$1\,d^{121}$, während bei *Littorina* das Umgekehrte der Fall ist und bei *Crepidula* ebenso, aber weniger ausgeprägt. Dagegen steht *Crepidula*, was das Verhalten der Trochoblasten anbelangt, diametral gegenüber *Littorina*, während *Physa* und *Fiona* in dieser Hinsicht zwischen beiden eben die Mitte halten. Es ist gleichsam, als ob hier eine Anzahl Faktoren wirksam wären, welche in den verschiedenen Formen in verschiedener Weise kombiniert erscheinen.

Bei allen untersuchten Formen hat sich bisher ergeben, dass der hintere Kreuzarm Abweichungen aufweist von den drei

übrigen, in einzelnen Fällen (*Physa*, *Planorbis*) weicht auch der vordere Arm einigermassen ab. Während bei *Littorina*, *Fiona*, *Trochus* die radiäre Symmetrie des Kreuzkomplexes mit den Trochoblasten bloss wenig zerstört wird, findet bei anderen Formen, wie *Crepidula*, *Physa*, *Planorbis*, eine beträchtliche Ausbreitung der hinteren Hälfte in der Fläche statt, wodurch die vordere Hälfte nach vorn gedrängt wird. Dies steht im Zusammenhang mit dem Auftreten der Kopfblase an dieser Stelle, welche bei den zuletzt genannten Formen gut, bei den zuerst genannten wenig oder nicht entwickelt ist.

Das zweite Mikromerenquartett

Wir haben gesehen, wie im Stadium 24 das zweite Quartett aus vier Paaren Zellen zusammengesetzt war, durch eine dexiotrope Teilung entstanden (Fig. 10), und wie diese acht Zellen beim Uebergang in das Stadium 49 sich alle läotrop und inäqual teilten (Fig. 14), in der Weise, dass in jedem Quadrante die rechte (in der Sprache der Cell-lineage) ein kleineres Zellchen nach dem animalen Pole abschnürte, die Tipzelle des Kreuzes, und die linke ein noch kleineres Zellchen nach der vegetativen Seite. Die beiden grösseren übriggebliebenen „Mittelzellen" des zweiten Quartetts liegen in jedem Quadrante jetzt paarweise neben einander, hinter der Tipzelle. Die Tipzelle selbst haben wir schon erwähnt bei der Besprechung des Kreuzes. Hier bleibt also noch das Schicksal der drei übrigen Zellen zu behandeln übrig. Das hintere kleine Zellchen, welches jemals zwischen zwei Gruppen des dritten Quartetts liegt, teilt sich nicht mehr bis gegen Anfang der Gastrulation.

Die beiden grösseren mittleren Zellen teilen sich regelmässig weiter. Wir merkten schon auf, dass die nächstfolgende Teilung (Fig. 20, 21) in der Weise verläuft, dass die vier Zellen, welche in jedem Quadrante daraus hervorgehen, in einem Kranze um jede der Tipzellen des Kreuzes liegen. Diese Teilung hätte eigentlich dexiotrop sein müssen, dies ist indessen bloss bei den rechten

Zellen $2\,a^{12}$—$2\,d^{12}$ der Fall, diejenige der linken ist läotrop, wenngleich weniger schief als diejenige der rechten.

Die nächste Teilung erfolgt in allen 16 Zellen ungefähr gleichzeitig, verläuft nahezu äqual und senkrecht zur Richtung der vorangehenden Teilung, sodass sie in den Zellen links von jeder Tipzelle dexiotrop, rechts von derselben läotrop ist. In Fig. 25 sind einige dieser Teilungen vollendet, andere im Gang ($2\,b^{2\,12}$), die meisten aber noch nicht angefangen. In fig. 27 dagegen sind sie alle vollendet. Durch die Ausdehnung in die Breite, welche von diesen Teilungen die Folge ist, berühren die äusseren Zellen der vier Gruppen nach links und nach rechts diejenigen der Gruppe des angrenzenden Quadrants, so z. B. $2\,a^{12\,12}$ und $2\,b^{21\,12}$ u. s. w., sodass hinter den Trochoblasten ein vollständiger Gürtel gebildet wird, und der Kontakt zwischen den Trochoblasten und den Zellen des dritten Quartetts aufgehoben wird.

Die Zahl der Zellen des zweiten Quartetts (jetzt auch die Tipzellen mitgerechnet) beträgt in diesem Stadium 45. Diese ungrade Zahl findet ihre Ursache im abweichenden Verhalten der Tipzelle des hinteren Armes. Die Zahl der Zellen des ersten Quartetts beträgt 46. Hieraus geht hervor, dass das zweite Quartett sich schneller teilt als das erste. Denn teilten beide sich gleich schnell, so würde das erste Quartett die doppelte Zahl der Zellen des zweiten haben müssen, wie das bei Trochus z. B. noch im Stadium 64 der Fall ist (vergl. S. 196). Diesen Vorsprung hat indessen das zweite Quartett schon im Stadium 24 erworben, und seitdem behauptet, sodass die weitere Entwicklung der beiden Quartette ungefähr gleichen Schritt gehalten hat.

Gleichzeitig mit derjenigen im ersten Quartette sehen wir denn auch zur Zeit des Anfangs der Gastrulation im zweiten Quartette wieder eine neue Teilung auftreten. In einer einzigen Zelle ist diese Teilung in Fig. 31 schon vollendet ($2\,a^{12\,12}$), andere enthalten Spindeln ($2\,d^{122\,1}$, $2\,c^{12\,12}$, $2\,d^{21\,12}$), in den meisten hat sie aber noch nicht angefangen.

Die kleinen Zellchen $2\,a^{22}$—$2\,c^{22}$ haben sich indessen auch geteilt und bald folgt ihnen $1\,d^{22}$ nach (Fig. 32). Sie liegen

je zwischen zwei Quadrantgruppen des dritten Quartetts, am Blastoporusrande. Ihre Teilung ist äqual und leicht läotrop, also abwechselnd mit der vorhergehenden. Während im Ei, dargestellt in Fig. 29, wo die Gastrulation noch nicht eingetreten ist, diese Teilung schon in $2\,b^{22}$ stattgefunden hat und in $2\,a^{22}$ offenbar vorbereitet wird (der Kern war wenigstens nicht sichtbar), sind in Fig. 35, wo die Gastrulation schon eingetreten ist, all diese Zellchen noch ungeteilt. Hieraus geht wieder einmal hervor, wie in einem Falle diese, in einem andren Falle jene Zellgruppen sich schneller entwickeln können. Von Holmes wurden die Zellen $2\,a^{22}$—$2\,c^{22}$ „Stomatoblasten" genannt, weil sie sich beteiligen an der Umgrenzung des Blastoporus. Bei *Littorina* ist diese Bezeichnung indessen weniger angebracht.

Die Zahl der Nachkommen des zweiten Mikromerenquartetts beträgt jetzt in jedem Quadrante zwölf, mit Ausnahme des hinteren Quadrants, wo die Tipzelle sich schon in drei geteilt hat, sodass die Zahl hier 13 beläuft. Weiter sahen wir in verschiedenen dieser Zellen schon wieder neue Teilungen sich ankündigen.

Von Conklin wurden die Teilungen des zweiten Quartetts bei *Crepidula* so weit verfolgt, bis ihrer in jedem Quadrante elf waren, indem die Teilung von $2\,a^{22}$—$2\,d^{22}$ von ihm nicht mehr beobachtet wurde. Bis soweit aber verlief die Furchung daselbst in völlig übereinstimmender Weise wie bei *Littorina*. Allein geht die Zahl der Nachkommen der hinteren Tipzelle hier von zwei nicht in drei, sondern sofort in vier über, wobei der hintere Arm des Kreuzes, wie erwähnt, stark in die Länge auswächst.

Blochmann's Abbildungen der Eifurchung bei *Neritina*, wie dieselben von Conklin gedeutet werden, deuten ebenfalls auf eine vollständige Uebereinstimmung der Teilungen des zweiten Quartetts, bis in das Stadium, wo in jedem Quadrante sechs Nachkommen sind (weiter gehen Blochmann's Beobachtungen nicht), mit *Crepidula* und *Littorina*.

Ebenso ist es, nach Conklins Interpretierung, bei *Umbrella*, wo Heymons die Furchung verfolgte, bis das zweite Quartett zehn Zellen in jedem Quadrante zählt (die Teilung der Tipzellen

$2\,a^{11}$—$2\,d^{11}$ und von $2\,a^{22}$—$2\,b^{22}$ wurde nicht mehr beobachtet). Und auch *Physa* weist genau dasselbe Furchungsschema auf. Allein bleiben die Tipzellen $2\,a^{11}$—$2\,d^{11}$ hier ein wenig zurück, sodass ihre Teilung nicht mehr beobachtet wurde. Die Zellen $2\,a^{22}$—$2\,d^{22}$ dagegen eilen denjenigen der andren Formen voraus, sodass hier sogar noch zwei Teilungen beobachtet wurden, was wahrscheinlich zusammenhängt mit dem Umstande, dass diese Zellen hier verhältnismässig etwas grösser sind. *Planorbis* schliesst sich wieder hieran an: eine zweite Teilung von $2\,a^{22}$—$2\,d^{22}$ wurde hier aber nicht mehr beobachtet.

Bei *Trochus* schliesslich verlaufen alle von mir bei *Littorina* beobachteten Teilungen des zweiten Quartetts in völig übereinstimmender Weise, auch hier eilt die Tipzelle $2\,d^{11}$ den übrigen Tipzellen voraus.

Wir gelangen also hinsichtlich der Furchung des zweiten Ektomerenquartetts zum Schlusse, dass dieselbe bei sämtlichen untersuchten Gastropoden nach dem nämlichen Schema vor sich geht. Es verdient Beobachtung, dass die Furchung des zweiten Quartetts völlig nach der Regel verläuft, dass bei den grösseren Zellen die Teilungen einander schneller auffolgen als in den kleineren. Im Stadium 49 (Fig. 17) sehen wir z. B., wie in jedem Quadrante das zweite Mikromerenquartett vier Zellen zählt, wobei zwei grosse mittleren ($2\,a^{12}$ und $2\,a^{21}$, u. s. w.), eine kleinere vordere (die Tipzellen $2\,a^{11}$ u. s. w.) und eine noch kleinere hintere ($2\,a^{22}$ u. s. w.). Die Furchungen verlaufen nun bei den beiden grössten Zellen am schnellsten, bei der kleineren Tipzelle weniger schnell, während das hintere kleinste Zellchen sich zu allerletzt teilt, wenn die grossen mittleren sich schon einige Male geteilt haben. Jetzt bleibt indessen noch das Auftreten von Zellen verschiedener Grösse zu erklären. Dies scheint mir nicht ohne Zusammenhang zu sein mit dem verschiedenen Drucke, welcher von den benachbarten Zellen auf die beiden Hälften einer in Teilung begriffenen Zelle ausgeübt wird, ohne dass dieser deshalb als die directe mechanische Ursache betrachtet zu werden braucht. So zeigt sich bei der Betrachtung der Fig. 14, wie das nach dem

vegetativen Pole gerichtete Ende der sich teilenden Zelle 2 b^2 gleichsam bedrängt wird von den beiden grossen Zellen des dritten Quartetts 3 a und 3 b und vom Makromeren 3B, und ebenso das nach dem animalen Pole gerichtete Ende der Zelle 2 b^1 von den beiden Trochoblasten. Haben also die nach aussen gerichteten Enden der beiden Zellen wenig Raum, mit den nach innen gekehrten Enden ist das nicht der Fall, sodass hier zwei grössere Zellen entstehen, nach aussen dagegen zwei kleinere. Weiter unten kommen wir hierauf zurück.

Obgleich die Nachkommen von 2 d bei den Gastropoden gewisse Abweichungen aufweisen gegenüber die übrigen Quadrante dieses Quartetts, so sind dieselben doch bei den Lamellibranchiern und den Anneliden von viel grösserer Bedeutung. Die Zelle 2 d, von Wilson ('92) der „erste Somatoblast" genannt, zeichnet sich bei den letzteren Gruppen bekanntlich vom Anfang an durch ihre beträchtlichere Grösse wie auch durch seine Furchungsweise aus.

Das dritte Mikromerenquartett

Dieses Quartett enthält nicht, wie die beiden vorigen, nur Ektodermmaterial, sondern auch mesodermales.

Wir sahen vorher, wie schon bei der ersten Teilung die radiäre Symmetrie gestört wird, indem die beiden vorderen Zellen sich ungefehr äqual, die beiden hinteren dagegen stark inäqual teilten, (Fig. 15, 16, 18). Und weiter, dass dieses verschiedene Verhalten wahrscheinlich zusammenhängt mit der Anwesenheit des Mesentoblasten. Bei *Trochus*, wo ja der Mesentoblast erst später gebildet wird, erfolgt auch die Teilung des dritten Quartetts in allen Quadranten in ganz derselben ungefehr äqualen Weise.

Fiona dagegen benehmt sich gänzlich als *Littorina* und auch *Physa* zeigt Übereinstimmung mit derselben, allein, hier ist nicht bloss die Teilung der hinteren Zellen inäqual, sondern auch diejenige der beiden vorderen, mit dem Verständnis indessen, dass hier die nach der animalen Seite abgegeben Zellen die kleinsten sind.

Bei den Eiern, wo die Furchung stärker inäqual verläuft, das Ektoderm also mehr als ein Käppchen dem Entoderm aufsitzt,

und der Mesentoblast verhältnismässig kleiner ist, wird auch sein störender Einfluss auf die radiäre Symmetrie geringer. So sehen wir denn auch bei *Crepidula* und *Neritina* die erste Teilung des dritten Quartetts in allen Quadranten in gleicher Weise verlaufen, und zwar so, dass immer die hintere Zelle ein wenig kleiner ist als die vordere.

Bei den weiter folgenden Teilungen gilt sowohl bei *Littorina* als bei den übrigen untersuchten Gastropoden wieder die Regel, dass die grössten Zellen sich schneller, die kleineren sich langsamer teilen. Bei *Littorina* teilen sich zuerst die beiden grössten hinteren Zellen, $3\,c^1$ und $3\,d^1$, welche Teilung im Stadium 65 vollendet ist. (Fig. 21, 22). Sie ist äqual und nahezu äquatorial. Nach einiger Zeit erst teilen sich die vier vorderen Zellen ungefehr gleichzeitig, und zwar alle äqual und ziemlich deutlich läotrop, senkrecht also zur vorhergehenden Teilung (Fig. 24). Das hintere, kleine Zellenpaar $3\,c^2$ und $3\,d^2$ dagegen teilt sich erst viel später, zur Zeit des Anfangs der Gastrulation.

Die oben erwähnte Regel, dass die grossen Zellen sich zuerst, die kleinen sich zuletzt teilen, zeigt sich für diese Teilung nun auch gültig bei den übrigen untersuchten Formen. Fiona benehmt sich in dieser Hinsicht wieder vollständig wie Littorina, die Folge und Art der Teilungen stimmen in allen Hinsichten überein.

Bei *Physa*, wo, wie oben erwähnt, in den beiden vorderen Quadranten die hinteren Zellen, $3\,a^2$ und $3\,b^2$, in den beiden hinteren Quadranten dagegen ebenso wie bei Littorina die vorderen Zellen $3\,c^1$ und $3\,d^1$ die grössten sind, teilen sich diese vier genannten Zellen denn auch gleichzeitig, danach folgen die beiden vorderen kleineren Zellen $3\,a^1$ und $3\,b^1$, während die beiden hinteren Zellchen $3\,a^2$ und $3\,d^2$ ebenso wie bei *Littorina* erst viel später folgen. *Planorbis* schliesst sich hierbei vollstandig an.

Bei *Trochus*, wo die vorhergehende Teilung in allen Quadranten ein gleiches Verhalten zeigte und in der Weise vor sich ging, dass die hinteren Zellen $3\,a^2$—$3\,d^2$ ein wenig grösser sind als die vorderen $3\,a^1$—$3\,d^1$, erfolgt denn auch die Teilung der ersteren kurz vor derjenigen der letzteren.

Bei *Crepidula* dagegen, wo in jedem Quadrante eben die untere Zelle $3a^2$—$3d^2$ etwas kleiner ist als die obere $3a^1$—$3d^1$, teilen sich denn auch die letzteren zuerst, bald von den oberen nachgefolgt.

Wir werden jetzt die weiteren Teilungen des dritten Quartetts verfolgen. Zunächst sehen wir $3c^{12}$, $3c^{11}$, $3d^{12}$ und $3d^{11}$ je ein ganz kleines Zellchen abschnüren nach der vegetativen Seite, durch eine leicht dexiotrope Teilung (Fig. 26). Bald folgen $3b^{21}$, $3b^{22}$, $3a^{21}$ und $3a^{22}$ in derselben Weise nach. Folglich liegen jetzt auf der Grenze von Ekto- und Entoderm acht recht kleine Zellchen, welche sich später an der Begrenzung des Blastoporus beteiligen werden, und welche deshalb als die „Stomatoblasten" von Littorina bezeichnet werden können, obgleich dieser Name auch bei andren Formen in verschiedener Weise benutzt wurde. Zwar grenzen die vier hinteren anfänglich noch nicht an das Entoderm, sondern an die Zellen $3c^2$ und $3d^2$. Es wird sich aber zeigen, dass die letzteren sich zu Anfang der Gastrulation hinterwärts wegschrieben.

Fiona stimmt auch in der zuletzt beschriebenen Teilung wieder vollständig mit *Littorina* überein, von der vegetativen Seite betrachtet weisen die Eier beider Arten eine auffallende Uebereinstimmung auf.

Bei *Trochus* wurde diese Teilung von Robert nicht mehr beobachtet.

Bei *Physa* werden in ähnlicher Weise acht Zwergzellen nach dem künftigen Blastoporusrande abgestrennt. Dies erfolgt hier in den beiden vorderen Quadranten im Gegensatz zu *Littorina* schon ein wenig eher als in den hinteren. Diese Teilungen fallen hier ungefehr zusammen mit der verspäteten Teilung der kleinen $3a^1$ und $3b^1$, während $3c^2$ und $3d^2$ sich ebenso wie bei Littorina noch nicht geteilt haben.

Crepidula schlägt einen Weg ein, der sich immer weiter von *Littorina* entfernt, sodass es schwierig wird, weitere Vergleichungen zu machen. $3c^2$ und $3d^2$ bleiben hier nicht zurück bei den übrigen Zellen.

Die nächsten Teilungen erfolgen in den oberen Zellen aller vier Quadrante $3a^{12}$, $3a^{11}$, $3b^{12}$, $3b^{11}$, $3c^{121}$, $3c^{111}$, $3d^{121}$, $3d^{111}$. Sie verlaufen alle radial und nicht genau äqual. Die Folge ist, dass, wenn wir das Ei von der vegetativen Seite betrachten (Fig. 29), wir in den beiden vorderen Quadranten einen Zellenkomplex bemerken, zusammengesetzt aus den beiden kleinen Stomatoblasten und drei Paaren grösserer Zellen, welche eine Reihe bilden, worin die äusseren Zellen die kleinsten, die inneren die grössten sind. In den beiden hinteren Quadranten dagegen befinden sich hinter jedem Stomatoblastenpaar bloss zwei derartige Zellenpaare. Bald aber wird durch eine neue Teilung auch hier die Zahl auf drei Paare gebracht (Fig. 32, 35). Ich habe diese Teilung nicht beobachtet, und wage es daher nicht, mit Bestimmtheit zu entscheiden, ob es das hintere oder das vordere Paar grosser Zellen gewesen ist, welches sich geteilt hat. Am wahrscheinlichsten scheint mir wohl, dass es das hintere Paar (vom Blastoporusrand ab gerechnet) gewesen ist.

Die Gastrulation hat mittlerweile schon angefangen. Die Zellen $3c^2$ und $3d^2$ haben sich zurückgezogen nach dem Hinterrande des Blastoporus, wo sie sich bald inäqual teilen, und dies hat zu Folge, dass der radiär-symmetrische Charakter wieder mehr in den Vordergrund tritt, ebenso wie das, wie wir gesehen haben, auf der animalen Seite der Fall ist. Bei der Betrachtung von der vegetativen Seite sehen wir nämlich vier gleichförmige Zellengruppen vom Blastoporusrand ausgehen, je aus vier Zellenpaaren zusammengesetzt, welche eine radiale Reihe bilden (Fig. 35). Sie verdanken indessen in den beiden vorderen Quadranten einer andren Reihenfolge von Teilungen ihren Ursprung als in den beiden hinteren, und tragen infolgedessen denn auch andre Namen. Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, dass in dieser Weise von den beiden Zellen $3c^1$ und $3d^1$ einen ähnlichen Zellencomplex gebildet wird als von den vier vorderen Zellen $3a^1$, $3a^2$, $3b^1$ und $3b^2$ zusammen. Während dabei in den vorderen Quadranten die Regel, dass jede folgende Teilung senkrecht zur vorangehenden steht, streng gefolgt wird, ist dies in den beiden hinteren Qua-

dranten schliesslich nicht mehr der Fall, denn bei der letzten Teilung muss eine Abweichung erfolgen, um in den vier Quadranten eine übereinstimmende Konfiguration zu erzielen.

Die letzten von mir beobachten Teilungen erfolgten in den Zellen $3a^{221}$, $3a^{211}$, $3b^{221}$, $3b^{211}$. Diese Teilungen waren radial und inäqual. Nach der vegetativen Seite wurden in jedem Quadrante zwei kleine Zellen abgetrennt, ein wenig grösser als die Stomatoblasten, denen sie sich anlegen (Fig. 38). Wenn diese Teilungen stattfinden ist die Gastrulation schon in vollem Gang, wie aus Fig. 36 hervorgeht, wo die Spindel einer dieser Teilungen eben getroffen ist. Die äusseren, grösseren Zellen $3a^{2211}$, $3a^{2111}$, $3b^{2211}$ und $2b^{2111}$ sinken nach Beendigung der Gastrulation allmählich in die Tiefe und werden zum sekundären oder Ekto-Mesoderm.

Die geschilderten Teilungen finden bei Fiona in den beiden vorderen Quadranten statt in einer Weise, welche völlig mit Littorina übereinstimmt. In den beiden hinteren dagegen wurde die letzte Teilung von Casteel nicht beobachtet, sodass hier hinter den beiden Stomatoblasten sich in jedem Quadrante bloss zwei Paare grösserer Zellen finden.

Auch *Physa* weist grosse Uebereinstimmung mit *Littorina* auf, besonders in den beiden vorderen Quadranten. Allein ist die Reihenfolge der Teilungen hier eine andre, was seine Erklärung findet in dem Umstande, dass, während bei *Littorina* im Stadium 49 $3a^1$ gleich gross als $3a^2$, $3b^1$ gleich gross als $3b^2$ was, bei *Physa* in beiden Quadranten die vorderen Zellen $3a^1$ und $3b^1$ kleiner waren als die hinteren $3a^2$ und $3b^2$. Dadurch bleiben denn auch bei *Physa*, wenn wir sie mit Littorina vergleichen, die vorderen Zellen in Teilungsgeschwindigkeit zurück bei den hinteren, wie wir das oben schon haben aufmerken können.

So sehen wir denn auch, wie die zuletzt beschriebene Teilung von $3a^{12}$, $3a^{11}$, $3b^{12}$, $3b^{11}$ bei *Physa* zwar in derselben Weise erfolgt, aber erst lange nachdem $3a^{221}$, $3a^{211}$, $3b^{221}$ und $3b^{211}$ abermals ein kleines Zellchen nach der vegetativen Seite abgetrennt haben, wodurch, wie oben erwähnt, die Sonderung der

Ektomesodermanlage vollendet ist. Diese Teilungen finden bei beiden Formen also in völlig übereinstimmender Weise, aber in umgekehrter Reihenfolge statt.

In den beiden hinteren Quadranten geht die Teilung in einer Weise vor sich, welche weniger Uebereinstimmung met *Littorina* aufweist. Die sechs Zellen hinter jedem Paar Stomatoblasten entstehen hier durch eine äquatoriale Teilung von $3c^{1112}$, $3d^{1112}$, $3c^{1212}$ und $3d^{1212}$, sodass hier im Gegensatz zu *Littorina* das Gesetz der Alternanz der Teilungen gefolgt wird, wodurch denn auch die beiden hinteren Zellcomplexe des dritten Qnartetts nicht jene Gleichförmigkeit mit den beiden vorderen aufweisen.

Auch bei *Physa* ist die Teilung der beiden Zellen $3c^2$ und $3d^2$ stark verspätet.

Die Entomeren

Bei der Schilderung der Teilungen der Mikromerenquartette hatten wir oft Gelegenheit zu constatieren, dass, wie Kofoid (1894) zuerst aufmerkte, grosse Zellen sich im Allgemeinen schneller teilen als kleine, was wir noch bestätigt fanden bei der Vergleichung mit andren Formen, wo das Grössenverhältnis der Zellen in entsprechenden Zellengruppen ein andres war als bei *Littorina*. Besonders bei der Besprechung des zweiten und dritten Quartetts wurde unsre Aufmerksamkeit hierauf gelenkt.

Diese Regel behält nun aber keineswegs ihre Gültigkeit, wenn wir die Furchung der Entomeren ins Auge fassen. Hier nämlich macht sich der verzögernde Einfluss des Dottergehalts bemerkbar, wodurch gerade die grösseren Zellen sich träger teilen als die kleineren. Dies wird sich zeigen sowohl aus dem Verhalten der Entomeren von *Littorina* unter sich wie aus der Vergleichung mit andren Formen. In Teilungsgeschwindigkeit bleiben die Makromeren denn auch bald erheblich bei den Mikromeren zurück.

Im Stadium 24 wurden die Makromeren, wie wir sahen, von vier gleich grossen. Zellen dargestellt, deren Eine sich indessen gleich völlig abweichend von den übrigen zu benehmen anfing,

und durch eine stark inäquale Teilung den Mesentoblasten abschnürte. Auch wurde schon die darauffolgende, ebenfalls läotrope Teilung der drei übrigen Makromeren geschildert, welche den drei "sekundären Makromeren" (wie CONKLIN diese Zellen nannte) 4a, 4b, 4c das Dasein schenkte, welche in Grösse die übriggebliebenen Makromeren 4A, 4B und 4C übertreffen (Fig. 18, 19, 22, 24). Ebenso wie bei Fulgur 4d kleiner war als 4D, so sind bei dieser Form jetzt auch die sekundären Makromeren beträchtlich kleiner als 4A—4C und dasselbe gilt auch wieder für *Crepidula*. Die weniger dotterreichen Eier von *Umbrella*, *Physa*, *Planorbis* und *Fiona* dagegen verhalten sich wie *Littorina*.

Das Entoderm ist jetzt also aus sieben Zellen zusammengesetzt, vier Makromeren am vegetativen Pole, von denen aber 4D beträchtlich kleiner ist als die übrigen, und drei sekundäre Makromeren, die grössten und dotterreichsten.

Gleich darauf folgen die Teilungen der beiden Mesentoblasten (die Nachkommen des ursprünglichen einigen Mesentoblasten 4d), welche je eine kleine Zelle nach dem vegetativen Pole abtrennen. Diese beiden kleineren Zellen sind fortan zum Entoderm zu zählen. Sie spielen ohne Zweifel später eine Rolle bei der Bildung des Darmes. Ob sie deshalb den Namen "Enteroblasten", ihnen von CONKLIN gegeben, in diesem Falle wohl verdienen, scheint mir zweifelhaft, weil doch auch ohne Zweifel andere Zellen, u. A. 4D, sich an der Bildung des Darmes beteiligen.

Von den jetzigen neun Entomeren gehören drei zum D-Quadrant, nämlich 4D und die beiden Enteroblasten, die erstere Schwesterzelle, die beiden letzteren Kleintochterzellen des Mesentoblasten. Sie sind alle drei viel kleiner als die übrigen Entomeren und teilen sich nicht mehr vor der Gastrulation. Die übrigen sechs Entomeren gehören paarweise, je ein Makromer und ein sekundäres Makromer, zu den übrigen drei Quadranten. Zuerst teilen sich die eigentlichen Makromeren 4A—4C, und zwar äqual und ungefehr radial (Fig. 26). Es ereignet sich zuweilen dass 4C dabei einigermassen ins Gedränge gerät, sodass seine Spindel einen stumpfen Winkel mit der Oberfläche des Eies

macht, und die Zelle 5 c dadurch anfänglich schräg unter 5 C gelangt. Dies ist z. B. der Fall mit der Spindel von 4 C in Fig. 26. Von Conklin wurde Aehnliches bei *Crepidula* beobachtet und für die erste Anzeige der asymmetrischen Entwicklung des Entoderms gehalten. Auch Robert fand bei *Trochus* eine etwas abweichende Lage von 4 c und 4 C. Wir werden indessen sehen, dass die asymmetrische Entwicklung erst viel später auftritt und dass die oben erwähnten Vorgänge schwerlich als die erste Anzeige derselben betrachtet werden können.

Mitterweile haben die grossen sekundären Makromeren, welche sich anfänglich mächtig hervorwölbten, angefangen in die Tiefe zu sinken, indem auch die vegetative Seite des Eier anfängt sich abzuflächen. Lagen anfangs die grossen Entomeren als ein Kugelhaufen gegen und neben einander, jetzt ordnen sie sich immer mehr zu einem flachen Epithel. Der Teil der Entodermzellen, welcher sich hierbei an der Oberfläche befindet, steht dabei in keinem Verhältnis zu ihrem grossen Volum, sondern wird offenbar bloss bestimmt durch die Menge des Kinoplasmas, welches sich offenbar, mit dem Kerne, an die Oberfläche sammelt. Der übrige Teil der Zelle, welcher die Dottermasse enthält, hängt wie ein Sack in die Furchungshöhle. Dies ist aus dem Querschnitt der Fig. 30 an der Zelle 5 B ersichtlich. Daher denn auch scheinen 4 a—4 c bei Aussenansicht des Eies noch bloss kleine Zellen, allein der Kern ist ausserordentlich gross (Fig. 29).

Erst gegen den Anfang der Gastrulation teilen sich schliesslich auch die sekundären Makromeren uud augenscheinlich spielt diese Teilung beim Gastrulationsprozess eine bedeutende Rolle. Die drei Spindeln sind vom Blastoporusrand nach innen gerichtet und dringen so gleichsam die eigentlichen Makromeren nach innen. Die Teilungen sind inäqual, die äussere Tochterzelle ist kleiner als die innere (Fig. 33).

Weitere Teilungen scheinen bald hierauf wieder zu folgen, in der Gastrula der Fig. 39 und 40 belief sich die Zahl der Entodermzellen wenigstens auf 25. Sie wurden aber weiter von mir nicht mehr genau verfolgt.

Fiona stimmt wieder völlig mit *Littorina* überein.

Bei *Physa* dagegen teilt das Entoderm sich verhältnismässig viel schneller, sodass der Gegensatz zwischen Mikro- und Makromeren schon bald verschwindet. Auch hier sind die sekundären beträchtlich grösser als die eigentlichen Makromeren. Dennoch teilen sie sich nicht eher und wenn 4 A, 4 B und 4 C die erste Furchung vollbringen, haben 4 a—4 c sich schon wieder zwei Male geteilt, sodass ihre Zahl 12 beträgt, und bald darauf folgt die dritte Teilung, welche die Zahl auf 24 steigert! Und gegen Anfang der Gastrulation findet noch eine vierte Teilung und zugleich eine zweite der Makromeren statt, welche also ein sechstes Quartett produzieren. *Planorbis* zeigt hiermit eine überraschende Aehnlichkeit. Alledies hängt zweifellos zusammen mit der geringen Dotterreichtum der Eier dieser Pulmonaten.

Bei *Trochus* verläuft die erste Teilung der Makromeren ebenfalls derart, dass die Zellen des vierten Quartetts, die sekundären Makromeren, viel grösser sind als die Makromeren selbst. Die letzteren teilen sich zuerst und bilden also das fünfte Quartett. Aber noch bevor sich die sekundären Makromeren haben teilen können, erfolgt die Gastrulation. Diese Teilung wurde von Robert denn auch nicht mehr beobachtet.

Bei dotterreichen Eiern dagegen sind die sekundären Makromeren kleiner als die eigentlichen Makromeren, sodass die letzteren ihren Namen mehr verdienen. Dies ist z. B. bei *Crepidula* der Fall. Die Teilung der sekundären Makromeren folgt hier sofort nach der Bildung des fünften Quartetts. Die Gastrulation ist dann aber schon nahezu vollendet.

Gleich stark verspätet ist die Furchung der riesigen Makromeren bei *Fulgur*, wo sie sich bis im Gastrulastadium aus 4 Makromeren und 3 sekundären Makromeren zusammensetzen. Spätere Teilungen, wie bei *Crepidula*, wurden hier nicht mehr beobachtet.

Der Mesentoblast

Den Mesentoblasten sahen wir im Stadium 24 auftreten durch eine inäquale Teilung des Makromeren 3 D, welcher sich bis

dahin in keiner Weise von den übrigen drei Makromeren unterschieden hatte. Erst später folgen die Teilungen der übrigen Makromeren. Schon während der Teilung zeigte die Zelle 3 D ein Bestreben, in das Innere des Eies einzudringen, und bei *Trochus*, wo 3 C sich eben etwas später teilt als die übrigen drei Makromeren, ist dennoch schon frühzeitig dieses Einwanderungsbestreben anwesend. Dieses Bestreben offenbart sich übrigens später auch bei den mit dem Mesentoblasten vergleichbaren sekundären Makromeren.

Beim Uebergang zum Stadium 49 teilt sich der grosse Mesentoblast äqual, sodass daraus zwei grosse, neben einander liegende Zellen hervorgehen (Fig. 16, 18). Diese sondern sodann je eine kleinere Zelle gegen die Entomeren ab (Fig. 19, 22, 24, E^1 und E^2). Diese beiden kleinen Zellen benehmen sich weiter als Entomeren, sie liegen gegen die Zelle 4 D und teilen sich ebenso wie diese nicht mehr vor der Gastrulation. Die beiden übriggebliebenen grossen Zellen dagegen liefern weiter bloss Mesoderm, sie sind die Polzellen des Entomesoderms. Ihre weiteren Teilungen zeigen immer einen bilateral-symmetrischen Verlauf.

Allererst findet eine Teilung statt (Fig. 26), wobei von jeder derselben links und rechts schräg nach vorn und nach aussen eine ziemlich grosse Zelle (m^1 z^1 und m^2 z^2) abgetrennt wird, welche in das Blastocöl gelangt, halb unter den Teloblasten. In Fig. 27 sind beide Zellen, ebenso wie die Teloblasten, mit punktierter Linie angegeben. Bald teilen sie sich abermals und erzeugen je nach der Seite des Ektoderms ein kleines Zellchen z^1 und z^2. In fig. 28 ist dieses Zellchen auf der rechten Seite mit punktierter Linie angedeutet, wo es über dem Schwesterzellchen m^2 liegt, und dies wieder schräg über dem Teloblasten. Auf der linken Seite ist allein der Kern von z^1 angegeben, dagegen von m^1 und dem linken Teloblasten auch der Umriss. Auch aus den queren Schnitten Fig. 30 und 34 ist die Lage von m^1, z^1, m^2 und z^2 gut ersichtlich.

Indessen sind die beiden Teloblasten immer mehr in die Tiefe gesunken. Die hinteren Zellen des zweiten Quartetts, vordringend

zwischen den beiden hinteren Gruppen des dritten Quartetts schieben sich immer mehr darüber (Fig. 26) nach vorn und in Fig. 29 haben sie sich gegen die beiden Enteroblasten gelegt und die Teloblasten vollständig von der Oberfläche des Eies abgeschlossen. In Fig. 26 ist noch bloss eine kleine Oeffnung anwesend, welche bald darauf von den Zellen des zweiten Quartetts, mit 2 d^{22} an der Spitze, abgeschlossen wird.

Zu gleicher Zeit treten jetzt hinter den beiden Enteroblasten zwei äusserst kleine Zellchen auf, gegen einen der beiden Enteroblasten und gegen die Zellen 3 c^2 und 3 d^2 gelegen. Die Herkunft dieser Zellchen habe ich nicht mit Gewissheit ermittlen können. Am wahrscheinlichsten achte ich es aber wohl, dass sie von den beiden Teloblasten abgetrennt sind. Wegen ihrer grossen Durchsichtigkeit sind sie oft schwer aufzufinden. Offenbar sind sie zu den sogenanten „rudimentären Zellen" zu rechnen, wie dieselben bei mehreren Anneliden und Mollusken beschrieben sind, und stimmen sie überein mit den kleinen Zellchen e^1 und e^2 bei Fiona und den „sekundären Enteroblasten" Conklins bei *Crepidula*. Der Ausdruck „rudimentäre Zellen" wurde zuerst von Wilson (1898) benutzt, welcher die kleinen von den Polzellen bei *Aricia* und *Spio* abgeschnürten Zellchen als rudimentäre Enteroblasten auffasste, welche ihre ursprüngliche Funktion aufgegeben haben und als Ueberbleibsel eines abgeänderten Furchungsverlaufs, als „vestigial cells" erhalten geblieben sind. Sowohl bei Würmern als bei Gastropoden ist es eine recht allgemeine Erscheinung, dass die beiden Tochterzellen von 4 d je zwei kleine Zellen abschnüren, welche sich beim Entoderm fügen. Diese beiden Zellenpaare können ziemlich gross sein, wie z. B. bei den Enteroblasten von *Crepidula* der Fall ist, oder aber sie können so klein sein, dass Wilson ihnen den Namen, „rudimentäre Zellen" beilegte. Bei *Littorina* finden wir nun diesen Zustand, dass das zuerst abgeschnürte Paar ziemlich gross ist, das zweite dagegen so klein, dass sie zur Kategorie der „rudimentären Zellen" zu zählen sind. Diese beiden kleinen, durchsichtigen Zellchen lassen sich wegen ihres hellen Plasma bloss schwierig beobachten. Dennoch glaube ich

nicht, dass es hieran zuzuschreiben ist, dass ich sie in späteren Stadien nicht habe zurückfinden können. Welches ihr Schicksal ist habe ich denn auch nicht zu ermittlen vermögt. Ich vermute aber, dass sie entweder verloren gehen, oder in die Furchungshöhle wandern. Denn obgleich durch die Zellverschiebungen, welche hier stattfinden, bald die hinter dem Blastoporus befindlichen Ektodermzellen nicht länger auseinander zu halten sind, so wären doch die beiden rudimentären Zellchen durch ihre Kleinheit immer leicht erkennbar geblieben. Dass sie eine wichtige, ja, überhaupt eine Rolle bei der Bildung des Enddarmes spielen, ist ausgeschlossen.

Zur Bezeichnung der verschiedenen Zellen und Zellchen habe ich mich derselben Buchstaben bedient wie Casteel. Nicht bloss bei *Fiona* aber, sondern auch bei *Crepidula* und *Physa* weisen die Teilungen der Nachkommen von 4 d bis hierher grosse Uebereinstimmung met *Littorina* auf. Aber sowohl Conklin als Wierzejsky bedienen sich jeder wieder anderer Buchstaben um die selben Zellen anzudeuten. So bezeichnet Wierzejsky die Zellen E^1 und E^2 als m^1, die Zellen m^1z^1 und m^2z^2 als M^{11} und M^{21}, e^1 und e^2 als m^2, und z^1 und z^2 als m^3. Bei *Crepidula* berühren die beiden Teloblasten nach Abschnürung der beiden Enteroblastenpaare einander nicht mehr, sondern sind ziemlich weit von einander entfernt. Vielleicht findet dies seinen Grund im grösseren Dotterreichtum des Eies.

Bei der nächsten Teilung der beiden Teloblasten, welche wir in Fig. 34 in M^1 sich vollziehen sehen, werden jetzt ein Paar Zellen abgeschnürt, welche sich gegen das Entoderm legen, und zwischen letzterem und dem Teloblasten zusammengedrückt und abgeflacht werden, wie in Fig. 36 und 40 (m^3). Diese Zellen sind etwas grösser als z^1 und z^2. Von den Teloblasten sowie von den Zellen m^1 und m^2 werden nunmehr mehrere Mikromeren nach oben abgeschnürt, welche zwei kleine Reihen bilden, gleichsam zwei Ketten länglicher Zellchen (m), welche mit ihrem distalen Ende an das Entoderm befestigt sind (Fig. 39). Die beiden Teloblasten liegen in der Gastrula anfänglich im Winkel, gebildet vom Um-

schlagrande von Ekto- in Entoderm (Fig. 40). Nachher aber fangen sie an auch nach unten Zellen abzuschnüren und wandern zu gleicher Zeit nach oben, nach der animaler Seite (Fig. 41), bis wo das Entoderm an das Ektoderm rührt. In Fig. 41 sind auch noch zwei der zuerst nach der animalen Seite abgeschnürten Zellchen sichtbar. Aus den angrenzenden Schnitten ging hervor, dass ihrer so im Ganzen vier vor dem Teloblasten lagen. Die weitere Geschichte des Mesoderms wird im nächsten Chapiter behandelt werden.

Das sekundäre oder Ekto-Mesoderm

Nachdem Lillie (1895) gefunden hatte, dass bei *Unio* das Mesoderm nicht ausschliesslich von der Zelle 4 d geliefert wird, sondern auch zum Teil ektodermaler Herkunft ist, und zwar von der Zelle 2 a herstammt, sind verschiedene Untersucher auf dem Gebiete der Cell-lineage zu ähnlichen Schlüssen auch hinsichtlich der Gastropoden gelangt. Conklin (1897) sprach zuerst die Vermutung aus, dass bei *Crepidula* nicht alles Mesoderm vom Mesentoblasten herstammen könne, es gelang ihm aber nicht, den Ursprung des sekundären Mesoderms mit Gewissheit zu bestimmen. Zwar fand er nach einigem Suchen eine „additional mesoblastcell" unmittelbar unter den Ektodermzellen an den Ecken des vierseitigen Blastoporus in den drei vorderen Quadranten, A, B und C, welche zum zweiten Quartett gehörten (s. „Gastrulation), und folgerte hieraus, das sekundäre Mesoderm entstamme den Zellen des zweiten Quartetts 2 a, 2 b und 2 c, aber es gelang ihm nicht genau ihre Herkunft zu bestimmen. Spätere Untersuchungen haben diese Annahme übrigens nicht wahrscheinlicher gemacht.

In 1897 gelangten Wierzejsky und Holmes unabhängig von einander zum Schlusse, dass bei den Pulmonaten *Physa* und *Planorbis* sekundäres Mesoderm geliefert wird vom dritten Ektomerenquartette in den beiden vorderen Quadranten, also von den Zellen 3 a und 3 b. (Weil *Physa* und *Planorbis* linksgewunden sind und sich auch in inversem Sinne furchen, während dennoch Holmes und auch Wierzejsky in seiner ersten, vorläufigen Mit-

teilung, die Quadranten mit den Buchstaben A, B, C, D in die Richtung des Uhrzeigers und nicht in entgegengesetztem Sinne bezeichnet haben, werden die Zellen 3a und 3b in ihrer Nomenklatur 3b und 3c. In seiner später nachgekommenen, ausführlichen Arbeit hat WIERZEJSKY dies verändert. Ich werde hier mit den Buchstaben a und b immer die beiden vorderen Quadranten, auch bei *Planorbis*, bezeichnen, indem ich die Nomenklatur von HOLMES berichtige). Während nun HOLMES fand, dass nicht bloss $3a^{2111}$, $3a^{2211}$, $3b^{2111}$ und $3b^{2211}$ in die Tiefe sanken, sondern auch die von denselben abgeschnürten kleineren Zellen $3a^{2112}$, $3a^{2212}$, $3b^{2112}$ und $3b^{2212}$, gelangte WIERZEJSKY zum Schlusse, dass bei *Physa* allein die beiden ersteren Zellenpaare $3a^{2111}$ und $3a^{2211}$, $3b^{2111}$ und $3b^{2211}$ in die Furchungshöhle wegsinken und zum sekundären Mesoderm werden, während die beiden andren, kleineren Zellenpaare an der Oberfläche bleiben und zum Ektoderm gehören.

Bei *Fiona* fand darauf CASTEEL (1904) einen vollständig mit *Physa* übereinstimmenden Verlauf, auch hier sinken die beiden äusseren Zellenpaare in die Tiefe weg, während die beiden inneren, kleineren Zellenpaare $3a^{2112}$ und $3a^{2212}$, $3b^{2112}$ und $3b^{2212}$ zum Ektoderm zu gehören fortfahren. Der Nudibranchier *Fiona* weist also eine vollständige Uebereinstimmung mit dem Pulmonaten *Physa* auf. *Littorina* ist nun der erste Prosobranchier, wobei es gelungen ist mit Gewissheit die Herkunft des Ektomesoderms festzustellen, und es zeigte sich, dass auch diese Form hierin genau mit *Physa* und *Fiona* übereinstimmt. Das Wegsinken der vier sekundären Mesodermzellen unter die Oberfläche erfolgt bei *Littorina* erst nach Beendigung der Gastrulation (Fig. 41), bei *Fiona* während der Gastrulation, bei *Physa* schon gegen den Anfang der Gastrulation.

Die Regeln von Balfour und Kofoid

Von KOFOID (1894) wurde zuerst aufgemerkt, dass im Allgemeinen bei der Eifurchung die Regel gilt, dass grössere Zellen sich schneller teilen als kleinere. Als selbstredend nahm KOFOID

weiter an, dass grössere Zellen auch reicher an Dotter sind und stellte demnach die Regel auf, dass je grösser die Dotterreichtum einer Zelle, um so grösser auch ihre Neigung zum Teilen ist. Letzteres ist ohne Zweifel eine irrige Folgerung, welche beruht auf eine irrige Annahme. Der Dotterreichtum einer Zelle kann ja ebensowenig proportional ihrer Grösse gestellt werden als der Dotterreichtum eines Eies, wie wir schon früher erfahren haben (S. 190). Die Regel, dass grössere Zellen sich eher teilen als kleinere, zeigte sich auch bei *Littorina* allgemein zutreffend, solange wir uns auf die Betrachtung der Mikromeren beschränkten, und besonders bei der Schilderung der Geschichte des zweiten und dritten Quartetts hatte ich Gelegenheit dieselbe hervorzuheben. Aber bei der Betrachtung der Furchungen der Entomeren zeigte sich die erwähnte Regel nicht mehr gültig, sondern eher der Gegenteil einzutreffen. Nicht bloss furchen dieselben überhaupt sich langsamer als die Mikromeren, sondern überdies zeigt sich, dass von den Teilungsprodukten die grösseren sich später teilen als die kleineren. Es ist übrigens eine Regel allgemeiner Bekanntheit, zuerst von Balfour (1875) aufgestellt, dass Dotter einen verzögernden und keinen beschleunigenden Einflus auf die Teilung der Zellen ausübt. In den sehr wenig dotterreichen Eiern von *Physa* und *Planorbis*, wo die Zellen des dritten Mikromerenquartetts ungefehr gleich gross sind als die Makromeren, bleibt auch bei der Furchung der letzteren Kofoids Regel zutreffen, und teilt sich demnach das vierte Quartett eher als die übriggebliebenen, kleineren Makromeren.

Dagegen scheint der verzögernde Einfluss des Dotters wieder stark verringert zu werden, wenn die Furchung stark inäqual verläuft, wie z. B. bei der Abschnürung der Mikromerenquartette durch die Makromere der Fall ist, und hieraus lässt sich erklären, dass die Abschnürung der später erzeugten Quartette, z. B. des dritten Quartetts, bei dotterreichen Eiern keineswegs verzögert wird gegenüber die mittlerweile stattfindenden Teilungen der beiden zuerst abgeschnürten Quartette. Hieraus auch lässt sich vielleicht teilweise erklären, dass die Makromeren bei *Crepidula*,

obgleich grösser und ohne Zweifel dotterreicher als die sekundären Makromeren, sich dennoch nicht später, sondern sogar noch ein wenig eher teilen als die letzteren, deren Furchung mehr äqual verläuft. Beide Teilungen erfolgen indessen erst gegen die Beendigung der Gastrulation, verhältnisnässig also später als bei *Littorina*, und hierin macht sich der verzögernde Einfluss des Dottergehalts wieder unzweideutig bemerkbar. Noch mehr verzögert sind diese Teilungen denn auch bei *Fulgur* (S. 218), während die dotterarmen Entomeren von *Physa* und *Planorbis* sich zurzeit der Gastrulation schon viele Male geteilt haben.

Wir gelangen demnach zum Schlusse, dass die Regel Kofoid's, wenn wir sie in der Weise berichtigen, dass wir den Dotterreichtum durch die Grösse der Zellen ersetzen, ebensogut wie die Regel Balfour's eine sehr allgemeine Gültigkeit besitzt, und dass die beiden keineswegs einander widersprechen. Die Regel Kofoid's steht völlig im Einklang mit der allbekannten Tatsache, dass Zunahme der Grösse der Zellen, Wachstum, die Teilung befördert. Eine Erklärung hierfür liefert die Annahme, dass der Zweck der Zellteilung ist, eine Vermehrung der Oberfläche gegenüber den Inhalt der Zelle zu erzielen, was für die Lebensprozesse der Zelle natürlich von grosser Bedentung ist. Je grösser die Zelle, um so ungünstiger ist dieses Verhältnis und um so kräftiger der Reiz zur Teilung. Dass die Regel Kofoids aber die „entire inadequacy" von Balfour's Prinzip dartut, kann ich Wilson (1902) keineswegs beistimmen.

Eine Folge des Prinzips Kofoid's ist, dass, wo frühzeitig Unterschiede in der Grösse der Blastomeren auftreten, diese beim weiteren Furchungsverlauf wieder ausgeglichen werden.

Eine andre Frage ist, woran dass frühzeitige Auftreten derartiger Unterschiede in der Grösse der Blastomeren denn wohl zuzuschreiben ist. Oft ist dies der Fall bei grossem Dotterreichtum der Mutterzellen. Das mannigfache Auftreten inäqualer Furchungen in dotterreicher Zellen hängt ohne Zweifel wieder zusammen mit der oben erwähnten Erscheinung, dass der verzögernde Einfluss des Dotters auf den Furchungsverlauf dadurch beträchtlich ver-

ringert wird, der zu überwindende Widerstand also bedeutend abnimmt. Aber wir wollten jetzt bloss solche inäquale Teilungen in Betracht ziehen, wobei der Einfluss des Dotterreichtums vernachlässigt werden darf. Bei der Behandlung der Geschichte des zweiten Quartetts habe ich einen Versuch zur Erklärung derselben gemacht, und die Annahme ausgesprochen, dass der verschiedene Druck, welcher von den umliegenden Zellen auf die beiden Hälften einer sich in Teilung befindenden Zelle ausgeübt wird, dabei in Betracht zu ziehen wäre. Aus diesem selben Prinzip wäre etwa auch die Tatsache zu erklären, dass gegen die Gastrulation ringsum den Blastoporus vom dritten Quartette ein Kranz von kleinen Zellchen abgeschnürt wird: infolge der Verengung des Blastoporus werden ja die äusseren Tochterzellen der Randzellen mehr Raum haben als die inneren. Weiter steht hiermit wahrscheinlich im Zusammenhang die stark inäquale Furchung von 3 c und 3 d (Fig. 16, 19), während 3 a und 3 b sich äqual teilen. Offenbar ist dies die Folge des Auftretens von 4 d, welche $3\,c^2$ und $3\,d^2$ in ihrer Entwicklung verhindert, welche Meinung bestätigt wird durch einen Vergleich mit andren Formen (s. drittes Quartett). Ja, aus der obigen Annahme liesse sich sogar völlig das abweichende Benehmen des hinteren Kreuzarmes gegenüber die übrigen erklären. Als eine erste Folge des Auftretens des Mesentoblasten kann man nämlich betrachten, dass die Zelle $2\,d^1$ sich weniger inäqual teilt als $2\,a^1$—$2\,c^1$, weil hierdurch für die untere Hälfte der sich teilenden $2\,d^1$, welche gegen den Mesentoblasten liegt, weniger Raum übrigbleibt als bei $2\,a^1$—$2\,c^1$. Die Folge hiervon ist, dass die Tipzelle des hinteren Kreuzarmes $2\,d^{11}$ grösser ist als diejenigen der übrigen Arme $2\,a^{11}$—$2\,c^{11}$ (Fig. 15), was wieder zur Folge hat, dass sie sich schneller teilt. Betrachten wir nunmehr die Basalzellen des Kreuzes. Diese teilen sich in Fig. 20 inäqual, was wir betrachten können als eine Folge des Umstandes, dass die nach dem animalen Pol gekehrte Hälfte in die Enge gebracht wird durch die Trochoblasten, welche sich eben geteilt haben und ausserdem noch durch die Teilungen der mittleren Zellen des zweiten Quartetts nach innen gedrängt wird, sodass für

die äussere Tochterzelle der Basalzellen offenbar mehr Raum übrigbleibt als für die innere. Die Basalzelle des hinteren Armes indessen stösst nach aussen auf die hier besonders grosse Tipzelle, welche sich schon wieder geteilt hat. Die Folge ist, dass die hintere Basalzelle bei den übrigen zurückbleibt.

Dass der Druck der angrenzenden Zellen auch auf die Richtung der Furchungen Einfluss ausüben kann, geht z. B. hervor aus der Inversion der Teilungen von 2 a^{21}—2 d^{21} (Fig. 20), welche offenbar eine Folge der Anwesenheit der grossen Zellen des dritten Quartetts zwischen und unter je zwei Gruppen des zweiten Quartetts ist. Es was Braem (1894), welcher dieses Prinzip zuerst aufstellte.

Keine der verschiedenen aufgestellten Regeln gilt indessen mit mathematischer Genauigkeit: sobald die Differenzierung einsetzt verlieren sie alle ihre Gültigkeit, und schon frühzeitig macht diese oft ihren Einfluss bemerkbar und ruft allerlei Abweichungen hervor, welche bloss erklärt werden können, wenn wir achtgeben auf das Schicksal der Zellen oder Zellenkomplexe, in denen sie auftreten. Lillie (1895, 1899) bemerkte z. B. dass die Furchungsgeschwindigkeit in unmittelbarem zusammenhang steht mit dem Zeitpunkte, wo die Produkte ihre Fnnktion antreten. So hängt die schnelle Furchung von 2 d bei *Unio* wahrscheinlich zusammen mit dem frühzeitigen Auftreten der Schalendrüse bei dieser Form. In ähnlicher Weise macht sich bei verschiedenen Gastropoden (*Crepidula*, *Planorbis*) schon frühzeitig der Einfluss der Kopfblase auf das Verhalten der Zellen der hinteren Hälfte des ersten Quadrantes bemerkbar. Auch die bei verschiedenen Formen so sehr verschiedene Grösse der Trochoblasten, welche die Folge ist der mehr oder weniger inäqualen ersten Furchung des ersten Quartetts, nebst ihrem verschiedenen Verhalten, lassen sich bloss in prospektiver Weise erklären. Das treffendste Beispiel, welches hier zu erwähnen wäre, ist aber das Auftreten des Mesentoblasten, wodurch so plötzlich und unerwartet die radiäre Symmetrie und das Regelmass der Teilungen zerstört werden.

III. Die Gastrulation

Von einer kugelrunden Blastula ist bei *Littorina* nicht die Rede. Je weiter die Furchung fortschreitet, um so deutlicher wird eine Abflachung in die Richtung vom animalen zum vegetativen Pole, sodass die Gestalt kurz vor dem Anfang der Gastrulation mehr oder weniger scheibenförmig wird. In diesem scheibenförmigen Stadium findet sich das Ei, wovon Fig. 28 die animale, Fig. 29 die vegetative Hälfte darstellt. Nachdem dieses Ei also von beiden Seiten abgebildet worden war, wurde es in Paraffin übergeführt und in Schnitte von 5 μ zerlegt. Es war dies leicht so vorzunehmen, dass die Schnitte in der Richtung senkrecht auf den abgeflachten Seiten des Eies fielen, weil letztere sich natürlich auch in der Paraffin auf eine dieser Seiten legte. Weitere Orientierung des Eies in der Paraffin war aber nicht möglich, wegen der geringen Dimensionen und der Undurchsichtigkeit. Den medianen dieser Schnitte stellt Fig. 30 dar, welche uns eine deutliche Vorstellung von der Gestalt des Eies giebt. Die Schnittrichtung war so ausgefallen, dass vom medianen Schnitte die Mesodermzellen m^2 und z^2 getroffen wurden und auch noch eben einer der Teloblasten berührt wird. Auch liegt darin die Teilungsspindel, welche das sekundäre Makromer 4 c eben enthält. Die Entomeren zeigen schon jetzt ein deutliches Bestreben in die Tiefe zu sinken, sie hangen gleichsam als grosse Dottersäcke in die primäre Leibeshöhle, während die Kerne und das meiste Protoplasma sich nicht im Zentrum sondern an der Aussenseite befinden, wie dies bei dotterreichen Zellen allgemein beobachtet wird, sobald sie sich zu einem Epithel geordnet haben. Auch liegen die Teilungsspindeln, wenn dieselben auftreten, nicht in der Richtung der längsten Zellachse, sondern senkrecht darauf, parallel der Oberfläche des Darmepithels, wie schon gleich die Spindel in 4 c in Fig. 30 lehrt.

Das Blastocöl ist nicht sehr geräumig, aber dennoch deutlich anwesend.

Das Endstadium der Eifurchung ist bekannt als das Blastula-

Stadium. Keineswegs aber ist dies immer die hohle, einschichtige Keimblase, wie dieselbe bei Echinodermen und beim *Amphioxus* so schön vorgefunden wird und woran der Name Blastula zuerst entleiht wurde. Korschelt und Heider unterscheiden im Abschnitt „Keimblätterbildung" der neuen Auflage ihres Lehrbuchs acht verschiedene Typen von Endstadien des Furchungsprozesses. Von diesen Typen ist die Plakula zweifelsohne diejenige, wozu *Littorina* gerechnet werden soll. Ein derartiges Plakula-Stadium ist typisch fur die Entwicklung der Ascidien, womit die Plakula von *Littorina* in der Tat eine auffallende Uebereinstimmung zeigt.

In einem Stadium von etwa 150 Zellen fängt nun die Plakula an sich einzukrümmen. Betrachten wir das Ei von der vegetativen Seite, so sehen wir die Entodermzellen, deren freie Oberfläche sich allmählich verringert hat, namentlich im Zentrum in die Tiefe sinken. Hiermit fällt die Teilung der grossen 4 a—4 c zusammen. In Fig. 35 ist letztere schon vollzogen. Das Ektoderm rückt von allen Seiten auf die Einsenkung an. Der künftige Blastoporus, d. h. die Grenze zwischen ento- und ektodermalen Zellen, hat eine rautenförmige Gestalt, deren Längsachse von links nach rechts, also quer, und deren Querachse von vorn nach hinten gerichtet ist. Nachher zieht sich diese Raute immer mehr zusammen, anfänglich zu einer kurzen queren Spalte. Die vier Seiten der Raute sind einigermassen convex nach innen gekrümmt, weil von diesen vier Seiten die vier Gruppen von Nachkommen des dritten Ektomerenquartetts kräftig vordringen. Sie bilden vier einigermassen vorspringende interradiäre Rippen, je zwei Zellen breit und sich nach aussen anschliessend an die vier Gruppen Trochoblasten zwischen den Armen des Ektodermkreuzes. Zwischen diesen vier Rippen liegen die Zellen des zweiten Quartetts, welche nicht so weit nach dem vegetativen Pole vordringen, sodass hier die Ecken des rautförmigen Blastoporus liegen. Hier finden sich auch die eben geteilten grossen sekundären Makromeren, denen die Invagination gleichsam am schwersten fällt, wodurch denn auch die Zellen $4\,a^1$—$4\,c^1$ die Letzten sind, welche eingestülpt werden. Die hintere Ecke des Rautes ist abgestutzt, weil sich

hier die beiden Zellen $3\,c^2$ und $3\,d^2$ zusammen vor die Zelle $2\,d^{22}$ geschoben haben und hier auch kein sekundäres Makromer (4 d ist ja zum Mesentoblasten geworden) sich findet.

Dass schliesslich der Blastoporus eine quer rautenförmige, und nicht eine viereckige, radial symmetrische Gestalt hat, ist in Uebereinstimmung mit der Tatsache, dass im Stadium 24 und 25 die Entoblasten eine ähnliche Anordnung aufweisen (Fig. 11), wobei eine Brechungsfurche senkrecht zur Längsachse des Embryos auftritt, welche wieder die Folge ist des läotropen harakters C der zweiten Furchung des Eies.

Ein medianer Querschnitt durch das Ei der Fig. 31 und 32 ist dargestellt in Fig. 33. Die Richtung der Schnitte, welche sich auch hier natürlich zuvor wieder nicht näher bestimmen liess, zeigte sich derart ausgefallen, dass die beiden Teloblasten in einem Schnitte getroffen wurden, also genau quer, wie die Fig. 34 zeigt. In der zuletztgenannten Abbildung sind überdies mit punktierter Linie jederseits die Zellen m und z angedeutet, wie dieselben auf den angrenzenden Schnitten sich fanden. In dieser Weise wird also ein Bild der Zusammensetzung des Mesoderms gegeben, welches in diesem Stadium aus sechs Zellen besteht, während das Eine der beiden Makromeren sich in Fig. 34 schon wieder zur Teilung anschickt und darin zweifelsohne bald vom andren gefolgt werden wird. Der mediane Schnitt dieser queren Serie liefert das deutlichste Bild der Gastrulation, welche in einer Einkrümmung der Plakula besteht und wieder grosse Uebereinstimmung mit der Gastrulation der Ascidien zeigt. Von der Leibeshöhle bleiben bloss unbedeutende Reste übrig, das Entoderm legt sich gegen das Ektoderm. Ob hierbei nun dem Ekto- oder dem Entoderm die am meisten active Rolle zukommt, lässt sich nicht leicht entscheiden, vermutlich wirken beide zusammen.

Ein glücklich geratener Schnitt ist auch der in Fig. 36 abgebildete. Es ist der nahezu sagittale Schnitt eines Eies aus demselben Eiklümpchen, woraus auch das Ei der Fig. 35 herstammte. Es ist noch ein wenig weiter vorgeschritten als jenes: die Einkrümmung ist noch ein wenig stärker und in der Zelle $3\,b^{221}$ ist schon die

Teilungsspindel derjenigen Teilung bemerkbar, welche zur Abtrennung der sekundären Mesodermzelle $3b^{2211}$ führt. Nicht nur einer der Teloblasten des primären Mesoderms, sondern auch die Teilung, welche zur Bildung der sekundären Mesodermzellen führt, ist also auf diesem Schnitte zichtbar, welcher, weil er median ist, zu gleicher Zeit ein anschauliches Bild der Gastrulation giebt. Ueber dem Teloblasten ist die zuletzt von ihm abgetrennte Zelle sichtbar.

Nahezu vollendet ist schliesslich die Gastrulation in Fig. 38. Die Teilung der Zellen $3a^{221}$—$3b^{221}$ und $3a^{211}$—$3b^{211}$ ist vollendet, die sekundären Mesoblasten $3a^{2211}$, $3a^{2111}$, $3b^{2211}$ und $3b^{2111}$ befinden sich aber noch gänzlich an der Oberfläche. Der Blastoporus wird begrenzt von den unteren, kleinen Zellchen des dritten Mikromerenquartetts, welche die unteren Zellchen des zweiten Quartetts $2a^{222}$—$2d^{222}$, die sich vorher ebenfalls an der Begrenzung beteiligten, jetzt von dem Rande zurückdringen. Offenbar verdienen die letzteren in diesem Falle also nicht den Namen „Stomatoblasten", ihnen von Holmes bei *Planorbis* gegeben. Anfänglich ist die Gastrula noch einigermassen dorsoventraal abgeplattet, bald aber wird ihre Gestalt mehr kugelig.

Auf ein Stadium, wo die Gastrulation eben vollendet war, beziehen sich die Fig. 39 und 40. Der Blastoporus hat sich hier zu einem queren Spalte verengt. Der optische Längsschnitt wurde ebenso wie alle übrigen Zeichnungen mittels des Zeichenapparates wiedergegeben. Er trifft den rechten Teloblasten. Zu Fig. 39 sei die folgende Erklärung gegeben. Das Ei ist in solcher Weise orientiert, dass wir auf den animalen Pol schauen, während der Blastoporus sich auf der Hintenseite befindet. Nun war das Ei und besonders das Ektoderm so durchsichtig, dass man bei tieferer Einstellung sämtliche Zellen des Entoderms und des Mesoderms beobachten konnte. Auf der Abbildung ist nun das Ektoderm fortgelassen: man kann sich denken, dass ein ringförmiger Schnitt angebracht und die ganze Ektodermdecke abgehoben wäre, sodass das Entoderm und Mesoderm jetzt freiliegen. Die Zeichnung ist ebenfalls mit Abbe's Zeichenapparat angefertigt.

Wir bemerken gleich, dass das Entoderm einigermassen in der Richtung vorn von nach hinten comprimiert ist, sodass die längste Achse desselben senkrecht zur Längsachse des Embryos steht. Ohne Zweifel hängt dies zusammen mit der Lage des Mesoderms auf der Hintenseite. Weiterhin stimmt es mit der quer rautenförmige Umriss des Blastoporus im vorhergehenden Stadium. Die Zahl der Entodermzellen konnte ich bestimmen auf 24 bis 25. Es war nämlich eine dabei, welche sich in Teilung befand und zwar schon ziemlich weit vorgeschritten, wie aus dem optischen Längsschnitt hervorgeht. Offenbar war dies $4\,b^2$. Das Urdarmlumen ist noch sehr wenig geräumig und ebenfalls mehr breit als lang.

Unter den Mesodermzellen zeichnen sich immer noch die beiden Teloblasten durch ihre beträchtliche Grösse aus; sie liegen neben einander im Winkel am Umschlagrande des Ekto- und Entoderms. Auch die beiden Zellen m^1 und m^2 finden wir in ihrer alten Lage zurück, auf beiden Seiten vor den Teloblasten und ein wenig nach aussen. Weiter ist im optischen Querschnitte, nicht aber in Fig. 39, eine der beiden Zellen m^3, bedrängt zwischen den Teloblasten und den Entodermzellen sichtbar. Anstatt der kleinen Zellchen z^1 und z^2 dagegen finden wir jetzt im primären Cölom mehrere derartigen Zellchen, auf beiden Seiten in einer kleinen Reihe angeordnet. Auf der linken Seite bemerken wir vier, auf der rechten drei derartige Mesodermzellchen, welche offenbar von den Teloblasten und vielleicht auch von den Zellen m^1 und m^2 produziert sind. Sie bilden auf beiden Seiten eine Art Zellenkette, welche sich erstreckt von den Teloblasten und den Zellen m^1 und m^2 bis zum Entoderm am andren Ende. Das primäre Mesoderm zählt also in diesem Stadium im Ganzen 13 Zellen.

Die primäre Leibeshöhle ist nicht geräumig, fehlt aber doch nicht gänzlich. An verschiedenen Stellen weichen Ekto- und Entoderm ein wenig auseinander, sodass eine kleine Höhle übrigbleibt, und besonders auf der Seite, wo das primäre Mesoderm sich findet, ist dieselbe ziemlich geräumig.

Vom sekundären oder Ekto-Mesoderm ist auf beiden Figuren wenig sichtbar. Es wird noch immer von den beiden Zellenpaaren $3a^{2211}$ und $3a^{2111}$, und $3b^{2211}$ und $3b^{2111}$ dargestellt, welche immer weiter von der Oberfläche in die Tiefe wandern und hart auf die unterliegenden Entodermzellen stossen. Weil die umliegenden Ektodermzellen anfangen sich darüber zusammen zu schliessen zeigt die Gastrula links und rechts vor dem Blastoporus ein Paar mehr oder wenig deutlich hervorwölbenden Höcker. Der optische Längsschnitt ist aber median zwischen beide hindurch geführt und zeigt also nichts davon. Und ebensowenig Fig. 39, wo sie sich unter dem Entoderm befinden. Bloss sieht man hier links zum Teile den vorderen der beiden Ektomesoblasten $3a^{2111}$. An verschiedenen Schnittenserien habe ich das Einwanderen der vier sekundären Mesoblasten gut verfolgen können.

Nach Beëndigung der Gastrulation verschieben sich die beiden Teloblasten, welche bis jetzt im Winkel am Umschlagrande des Ektoderms in das Entoderm lagen, eine Strecke weit nach vorn und schnüren zu gleicher Zeit einige kleinen Zellchen nach hinten ab. Dies lässt sich schön beobachten in Fig. 41, welche einen Längsschnitt durch eine etwas weiter vorgeschrittene Gastrulation dastellt. Den Teloblasten sehen wir hier soweit vorwärts gewandert, dass er auf das Entoderm stösst, welches hier das Ektoderm berührt. Hier liegen die beiden Teloblasten wieder neben und gegen einander. Auch die abgeflächte Zellen m^3 finden wir in diesem Schnitte wieder, weniger weit aus seiner ursprünglichen Lage verschoben als die Teloblasten und noch immer hart gegen das Entoderm gedrungen. Gegen die Zelle m^3 liegen die beiden kleineren Zellen, welche vom Teloblasten während des Verschiebens offenbar nach hinten abgeschnürt worden sind. Von der nach vorn abgeschnürten Reihe kleiner Zellchen, in Fig. 39 abgebildet, finden wir in Fig. 41 die beiden äusseren zurück. Die angrenzenden Schnitte dieser Serie lehrten, dass in diesem Stadium vor dem Teloblasten vier derartige Zellchen sich befinden, ungerechnet noch die grössere Zelle m.

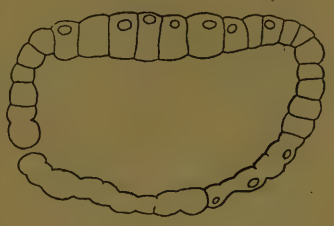
Weiterhin trifft dieser Schnitt eine der vier sekundären Mesoderm-

zellen, welchen noch immer nicht vollständig von der Oberfläche verschwunden sind. Der Blastoporus hat sich zu einer ganz kleinen Oeffnung verengt, welche noch bloss von einem einzigen Schnitte der Serie getroffen wird. Auch der Urdarm besitzt ein noch immer sehr wenig geräumiges Lumen.

Betrachten wir schliesslich noch einmal die Gastrulation der der Gastropoden im Allgemeinen, so ergiebt sich, dass der Dottergehalt einen wichtigen Einfluss auf den Verlauf derselben hat. Wir konnten bei der Schilderung der Eifurchung schon constatieren, dass das Ei von Littorina obtusata zu den verhältnismässig dotterarmen zu rechnen ist. Hiermit im Einklang steht der Verlauf der Gastrulation, welche typisch embolisch vor sich geht. Bei der Gastrulation durch Invagination lassen sich zwei Typen unterscheiden. Auf der einen Seite steht die Invagination der Echinodermen, wobei das Entoderm als ein Schlauch von einem eng begrenzten Teil der Oberfläche der Blastula aus successive nach innen eingestülpt wird, wobei der Blastoporus von Anfang an eine verhältnismässig enge Oeffnung darstellt. In diesem Falle ist ein geräumiges Blastocöl anwesend, auch noch nach der Gastrulation. Auf der andren Seite steht z. B. *Amphioxus*, wo in der Oberfläche der Blastula zuerst eine Einsenkung von kreisrunder Gestalt und grösserer Ausdehnung bemerkbar wird, worauf dieser Teil der Blastula-Oberfläche sich weiter einkrümmt und sich in toto in das Innere der Blastula zurückzieht. Der Rand der anfänglichen kreisförmigen Einsenkung wird durch fortgesetzte Einengung zum definitiven sehr engen Blastoporus. Das Blastocoel wird bei der Invagination völlig verdrungen.

Die Invagination aus der Plakula, wie wir dieselbe bei dotterarmen Ascidien- und Molluskeneiern finden, zeigt die grösste Uebereinstimmung mit dem Amphioxustypus. Die Gastrulation setzt hier aber schon weit eher ein, wenn die Zahl der Zellen nach geringer ist. Ja, meines Erachtens lässt sich das Auftreten der Plakula, wie sie sich bei Ascidien und Gastropoden findet, in der Weise erklären, dass die Gastrulation so sehr verfrüht ist, dass das Blastulastadium nicht zur völligen Entwicklung gelangt.

Beim *Amphioxus* fängt ja die Gastrulation damit an, dass die künftigen Entodermzellen sich abflachen zu einer ebenen Platte. In dieser Weise entsteht ein Stadium, welches eine unverkennbare Uebereinstimmung aufweist mit der Plakula der Ascidien und Mollusken, wie hervorgeht aus dem hierneben reproduzierten Schnitte durch ein derartiges Stadium von *Amphioxus* nach Morgan und Hazen (1900). Denken wir uns, dass die Abflachung schon frühzeitig auftritt während des Furchungsprozesses, so wird das zufolge haben, dass letzteres unmittelbar zu einem Stadium führt, wo das Entoderm ein flaches Epithel bildet und infolgedessen auch das Ektoderm weniger gewölbt ist als bei einer kugelrunden Blastula. Ist diese Deutung richtig, so sollen wir das Plakulastadium betrachten als die erste Phase der Gastrulation: die Abflachung der Entomeren, und nicht als eine Modifikation der Blastula.



Gastrulation von Amphioxus (nach Morgan und Hazen 1900).

Ein derartiges Plakula-Stadium als *Littorina* durchläuft findet Wierzejsky bei *Physa fontinalis*, Casteel bei *Fiona marina*, Meisenheimer bei *Limax maximus*, Kofoid bei *Limax agrestis*, Schmidt bei *Succinea*, Bütschli und Tönniges bei *Paludina*, v. Erlanger und Sarasin bei *Bythinia*, während Robert auch bei *Trochus* eine mehr oder oderwenig deutliche Abflachung des Eies in diesem Stadium beschreibt. Hier macht sich indessen schon der Einfluss grösserer Dotterreichtum bemerkbar, welcher noch kräftiger wird bei *Crepidula*, *Umbrella*, *Neritina*, und seinen Höhepunkt erreicht im Eie von *Fulgur carica*. Bei diesen Formen ist die Embolie von der Epibolie ersetzt: die Ektoblasten, anfänglich als ein Käppchen auf den viel grösseren Entoblasten liegend, breiten sich allmählich über die letzteren aus und umwachsen sie schliesslich vollständig. Doch hat auch hier der Blastoporus, wie z. B. Conklin bei *Crepidula* beschreibt, anfänglich eine ähnliche rautenförmige Gestalt wie bei *Littorina*, wobei wieder die sekundären Makromeren in den Ecken der Raute liegen.

Hinsichtlich des Verhältnisses der Gastrulation zur Furchung gelangt Jennings (1896) bei seiner Untersuchung nach der Eifurchung eines Rotiferen zum Schlusse, das die erstere eine unmittelbare Folge der letzteren ist und sich nicht davon trennen lässt. Dieser Auffassung kann ich nicht beistimmen. Die Gastrulation ist eine allgemeine Erscheinung in der Entwicklung sämtlicher Metazoen und findet in übereinstimmender Weise bei recht verschiedenen Furchungstypen statt, das eine Mal früher in der Entwicklung, dann wieder später, je nachdem die Furchung mehr oder weniger ausgeprägt determinativ verläuft. Ebenso wie besonders bei determinativem Furchungsverlauf, wie Lillie (1895) zuerst bemerkte, schon frühzeitig der Einfluss der verschiedenen morphogenetischen Prozesse auf die Furchung sich bemerkbar macht, so ist dies wohl erst recht der Fall bei dem so früh auftretenden und phylogenetisch so alten Prozesse der Gastrulation. Und besonders bei Eiern mit determinativer Furchung kann hierdurch leicht der Eindruck erregt werden, dass die Gastrulation die direkte Folge bestimmter Eigentümlichkeiten der Eifurchung ist, während eben das Umgekehrte der Fall ist. So bekommt man bei der Gastrulation von *Littorina* den Eindruck, dass dabei die Teilung der sekundären Makromeren (4 a—4 c) eine wichtige Rolle spielt, indem hierdurch die Makromeren welche innerhalb derselben liegen, gleichsam in die Tiefe gedrängt werden. Aber diese Teilung findet z. B. bei *Physa* vor dem Anfang der Gastrulation und bei *Crepidula* erst nach Beëndigung derselben statt

Die frühzeitige Trennung des Ekto- und Entoderms, das frühzeitige Auftreten der Stomatoblasten und derartige Prozesse sind wohl zwar als Vorboten, nicht aber als Ursachen der Gastrulation zu betrachten.

IV. Die Entwicklung zum Veligerstadium

Orientierung

Wir werden jetzt die weitere Entwicklung des Embryos aus der Gastrula verfolgen. Dabei wünsche ich im Voraus zu be-

merken, dass die Embryonen von mir immer mit dem Munde nach oben orientiert werden (s. die Figuren) und dass sich hieraus schliessen lässt, was ich, auch bei der Beschreibung der einzelnen Organe, mit unten und oben bezeichnen werde.

Stadium B

Nach der Vollendigung der Gastrulation erfolgt eine merkwürdige Formänderung, wovon die Ursache in einer recht beträchtlichen Entfaltung der Nachkommen von 2 d, der hinteren Zelle des zweiten Quartetts, gegenüber die übrigen Zellen dieses Quartetts zu suchen ist. Ob hierbei etwa auch Zellverschiebungen erfolgen, lässt sich nicht mehr controllieren, weil die Zellen alle ungefehr gleicher Grösse sind und demzufolge nicht länger einzeln verfolgt werden können. Unwahrscheinlich scheint mir diese Annahme indessen nicht. Infolgedessen wächst nun die Gastrula gleichsam schief, nach vorn, aus, und die Scheitelplatte, hauptsächlich gebildet von den Zellen des ersten Quartetts, welches ursprünglich diametral gegenüber den Blastoporus, rings um den animalen Pol gelegen war, wird jetzt nach vorn geschoben. Der Aussenrand dieser Scheitelplatte stellt die Anlage des Velums dar. In Fig. 42 ist ein solches Stadium wiedergegeben, wo die Umgrenzung des Velums besonders deutlich zu Tage trat. Es bildet gleichsam eine Kappe auf der Vorderseite des Embryos. Mit einer punktierten Linie ist der Rand auf der Hintenseite angegeben. Während bei der Gastrula die drei unter sich senkrechten Achsen ungefehr gleich lang waren, findet jetzt eine Verlängerung nach vorn statt, wodurch die sagittale Achse, welche von vorn nach hinten läuft, die längste wird. Das Ganze erhält dadurch äusserlich etwa die Gestalt der Planula einer Meduse oder Anemone, weil die Einschnürung hinter dem Velum gewöhnlich nicht so deutlich ist als in Fig. 42. Fig. 43 giebt einen Längsschnitt dieses Stadiums, wo ausser dem Blastoporus auch einer der beiden Teloblasten getroffen wird. Die Fig. 44 und 45 stellen zwei Querschnitte durch ein derartiges Stadium dar, aus einer Serie durch ein Ei, welches aus demselben Eierklümpchen

herstammte als das Ei der Fig. 43. Die Richtung und Lage der beiden reproduzierten Querschnitte werden von den Linien ab und cd in Fig. 43 angegeben. Schliesslich verfügte ich noch über eine äquatorale Serie, sodass ich dieses Stadium recht gründlich studieren konnte. Aus Fig. 42 und besonders 43 geht gleich hervor zu welch einer äusserst engen Oeffnung der Blastoporus reduziert ist, ein Kern der umliegenden Zellen würde nicht mehr hindurch passieren können. Der Blastoporus wird denn auch nur in einem einzigen Schnitte getroffen und wenn die Schnitte nicht dünn genug sind, gehört sogar eine gewisse Aufmerksamkeit dazu, ihn auf zufinden. Der Blastoporus liegt nicht länger central, sondern ein wenig nach hinten, wie dem z. B. ebenfalls bei der Gastrula der Ascidien der Fall ist.

Die beiden Teloblasten des Mesoderms finden wir an der nämlichen Stelle zurück, wo sie sich im Gastrula-Stadium der Fig. 41 fanden. Die quere Serie belehrt uns, dass sie symmetrisch neben einander liegen, einander median berühren mit einer ziemlich grossen Berührungsfläche, und, weil sie mehr breit als hoch sind, zusammen die ganze Breite von der linken bis zur rechten Ektodermwand innehmen. Auch übrigens ist dieses Stadium im grossen Ganzen bilateral symmetrisch. Das Entoderm hat ungefehr die Gestalt einer Birne, wie besonders aus den äquatorialen Schnitten deutlich hervorgeht. Die stumpfe Wölbung ist nach vorn gericht, die Spitze, welche die erste Anlage des Enddarms darstellt, nach hinten. Auf der Vorderseite legt sich denn auch das Entoderm hart gegen das Ektoderm und von einem Cölom ist hier nicht die Rede. Sogar drängt es das Velarfeld nach aussen, sodass hierauf in der Mitte eine stumpfe Ausbuchtung entsteht (Fig. 42). Nach hinten bleibt aber begreiflicherweise auf beiden Seiten ein Raum übrig, der indessen grösstenteils aufgefüllt wird von den Strängen von Mesodermzellen, welche aus den Teloblasten entspringen. Ueber und vor den Teloblasten befindet sich nämlich eine grössere Zahl kleinerer Mesodermzellen, welche sich als zwei Stränge nach vorn ziehen, schräg empor zwischen Ekto- und Entoderm, und ohne scharfe Grenze übergehen

und sich fortsetzen in die Zellen des sekundären Mesoderms, die Nachkommen der Zellen 3 a^{2211}, 3 a^{2111}, 3 b^{2211} und 3 b^{2111}, welche in jüngeren Stadien noch ungeteilt sich finden lassen, in etwas älteren dagegen sich mittlerweile geteilt haben. Die beiden Mesodermsträngen fangen breit an bei den Teloblasten und verlaufen, sich allmählich verjüngend, auf den beiden Seiten des Blastoporus nach vorn um eine kleine Strecke vor Letzterem zu endigen. Die Zellen dieser Stränge sind nicht so kompakt auf einander und gegen Ekto- und Entoderm gedrungen, dass nicht in der hinteren Hälfte des Embryos noch Lücken übrigbleiben welche als primäres Cölom zu betrachten sind. Der Schnitt in Fig. 44 reproduziert, fällt nicht weit vor dem Blastoporus. Das Entoderm ist hier recht umfangreich und liegt überall hart dem Ektoderm an. Das Lumen ist halbmondförmig im Querschnitte. Von den Mesodermsträngen sehen wir hier allein die vorderen Ausläufer, links und rechts oben. Diese Zellen gehören zum sekundären Mesoderm. Verfolgen wir die Serie hinterwärts, so verjüngt sich das Entoderm allmählich, die beiden Mesodermsträngen dagegen werden kräftiger. Hart hinter dem Blastoporus endigt das Lumen des Entoderms. Die Fig. 45 trifft noch bloss die Spitze der Birne, die Anlage des Enddarms, und zur linken und rechten Seite derselben die beiden Mesodermstränge.

Schliesslich macht sich in diesem Stanium auch die erste Andentung der Schalendrüseneinstülpung bemerkbar. Wir sehen im Längsschnitt (Fig. 43), wie das Ektoderm der Unterseite, hart vor der Stelle, wo die beiden Teloblasten dasselbe berühren, eine Verdicknng aufweist, dadurch hervorgerufen, dass die Zellen an dieser Stelle höher sind als sonstwo, z. B. mehr nach vorn. Deutlich zeigt sich dieser Unterschied auch, wenn wir die beiden abgebildeten Querschnitte durch dieses Stadium mit einander vergleichen; sofort fällt es auf, das in dem hinteren (Fig. 45) das Epithel der Unterseite viel höher ist als im vorderen Schnitte (Fig. 44).

Es ist eine eigentümliche Tatsache, dass nach der Gastrulation ein derartiges Bestreben zum Auswachsen nach vorn auftritt,

wodurch der Blastoporus näher beim hinteren als beim Vorderende des Embryos gelangt, während doch die weitere Entwicklung einen völlig verschiedenen Verlauf nimmt. Letzteres geht gleich hervor aus der Betrachtung der medianen Längsschnitte der nächstfolgenden Stadien, in Fig. 47 und 48 abgebildet. Wir bemerken hier, wie der Auswuchs nach vorn, vom Blastoporus gerechnet, wieder vollständig verschwindet, während eben der hinter dem Blastoporus befindliche Teil des Embryos sich am meisten entwickelt. So tritt hier der nachher so voluminöse Fuss auf. In Fig. 47 liegt denn auch der Blastoporus und der Mund wieder ungefehr im Zentrum der Oberseite, in Fig. 48 schon wieder viel näher beim Vorder- als beim Hinterende des Embryos, gerade umgekehrt also als in Fig. 41. Keine einzige Andeutung lässt sich bei Littorina entdecken der bei vielen andren Gastropoden und auch bei Cyclas embryonal auftretenden Kopfblase, einer oft sehr umfangreichen, blasigen Auftreibung des Ektoderms der vorderen Hälfte der Embryos, vor dem Blastoporus. Diese äusserst zartwändige Blase kann sich so stark entwicklen, dass ihr Volum dasjenige des übrigen Embryos viele Male übertrifft. Ausser zerstreuten Mesodermzellen enthält sie nichts anders als die Leibesflüssigkeit. Offenbar dient diese Blase zur Atmung. Oft wird sie bei der Ausübung dieser Funktion unterstützt von einer ähnlichen Blase, welche sich am Fusse entwickelt, der Podocyste, welche kräftig pulsiert und, indem sie dabei jedesmal die Leibesflüssigkeit in die Kopfblase treibt, auch die letztere passiv periodisch sich ausdehnen und contrahieren macht. Besonders bei den Pulmonaten, sowohl den land- als den wasserbewohnenden, sind diese larvalen Organe stark entwickelt, weniger dagegen bei den marinen Prosobranchiaten, wo eine Kopfblase von Bobretzky (1877) beobachtet wurde bei *Fusus* und *Nassa*, und von Conklin bei *Crepidula*, während dieselbe bei *Calyptraea* nach Salensky sogar eine beträchtliche Grösse erreicht. Die Kopfblase fängt in der Regel schon an auszuwachsen gleich nach Beëndigung der Gastrulation, sodass auch hier der Blastoporus näher beim hinteren als beim Vorderende des Embryos gelangt, ebenso wie wir das bei

Littorina aufmerkten. Ein grosser Unterschied mit dem Zustande bei Littorina ist aber, dass bei letzterer das Entoderm in der vorderen Körperhälfte fortfährt das Ektoderm zu berühren, während bei der Bildung der Kopfblase eben ein grosser Raum zwischen beiden auftritt, indem das Entoderm nicht teilnimmt an der enormen Auftreibung des Ektoderms, welches hierbei zu einem äusserst dünnen Häutchen abgeflächt wird. Dass eine Kopfblase bei Littorina nicht zur Entwicklung gelangt, lässt sich vielleicht hieraus erklären, dass die Eier, auf dem Fucus befestigt, sich gerade in der Brandungszone befinden, sodass sie mit Ebbe trocken fallen, mit Flut unterlaufen und fortwährend von den Wogen bespühlt werden. Sie haben in dieser Weise an Sauerstoff keinen Mangel, und besondere Atmungsvorrichtungen sind weniger nötig als z. B. bei Formen, welche in ruhendem süssem Wasser leben.

Stadium C (Fig. 46)

Die weitere Entwicklung des Embryos führt jetzt direkt zum Veligerstadium, wie das bei Gastropoden die Regel ist. Sie zeichnet sich durch ihren einfachen Verlauf aus, weil Komplikationen, wie z. B. durch das Auftreten der Kopfblase und Podocyste, oder durch die Anwesenheit einer umfangreichen Dottermasse hervorgerufen werden, hier überhaupt ausbleiben. Hierdurch liess sich die Anlage der Organe und die Entwicklung aller Teile denn auch recht vollständig verfolgen und lieferten die Schnitte recht deutliche und überzeugende Bilder. Um so mehr, weil ich von jedem der eng aneinander anschliessenden Stadien über Längs-, Quer- und frontale Serien verfügen konnte, sodass ein jedes genau studiert werden konnte.

Auf das soeben beschriebene Stadium B folgt bald die erste Anlage mehrerer Organen, wie: des Fusses, des Velums, des Oesophagus und der Schalendrüse. Hierdurch fängt der Keim an eine mehr differenzierte Gestalt anzunehmen, wie aus Fig. 46 hervorgeht. Rings um den Mund erhebt sich ein trapezförmiges

Feld, von der Anlage des Velums und des Fusses gebildet. Die längste der beiden parallelen Seiten ist der Rand des Velums, die kürzeste der Vorderrand der Fussanlage. Die beiden schrägen Seiten weisen in der Mitte eine Einbuchtung auf als Andeutung der Trennung von Velum und Fuss. Mitten im trapezförmigen Felde befindet sich die Mundöffnung. Die Ektodermzellen stülpen sich hier ringsum nach innen ein, wodurch das Stomodäum gebildet wird. Dieses entsteht im Anschluss an den Blastoporus, der, wie stark auch verringert, sich nie völlig schliesst, sondern direkt zur Schlundpforte wird. Aus dem Längsschnitte (Fig. 47) geht zur Genüge hervor, wie äusserst eng anfänglich sowohl der Oesophagus in seinem unteren Teile, als die Schlundpforte (Ex-Blastoporus) ist. Und zu gleicher Zeit zeigt diese Abbildung, dass die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm ganz deutlich wahrnehmbar bleibt. Die Mündung des Oesophagus nach aussen, die eigentliche Mundöffnung also, ist weit und wenig scharf umgrenzt.

Ebenso wie im vorhergehenden Stadium befindet sich noch immer der grösste Teil des Darmlumens vor dem Blastoporus (jetzt Schlundpforte), wo denn auch viel mehr Raum ist als in der hinteren Hälfte des Embryos, wo erstens die Hauptmasse des Mesoderms liegt und zweitens die Schalendrüseneinstülpung nach innen vordringt. Auch die letztere wird im Längsschnitte der Fig. 47 schön getroffen. Ein rundes Feld von Ektodermzellen hat sich nach innen eingestülpt. Diese Einstülpung mündet noch bloss mit einer engen Oeffnung an der Oberfläche, und es darf wohl als ein recht glücklicher Zufall betrachtet werden, dass der Schnitt zu gleicher Zeit diese kleine Oeffnung und den noch engeren Blastoporus getroffen hat. Die Oeffnung der Schalendrüse ist nämlich nicht, wie sich denken liesse, eine quere Riefe, welche in einer sagittalen Serie von mehreren Schnitten getroffen wird, sondern, wie auch eine Serie, welche den Embryo genau quer getroffen hatte, deutlich zeigte, ein kleines, rundes Löchlein. Das Epithel, welches die Schalendrüseneinstülpung bekleidet, ist sehr hoch, im Gegensatz zum Ektoderm ringsum, welches durch die

Kontraktion des Schalendrüsenfeldes gerade ausgedehnt und demzufolge ziemlich stark abgeplattet worden ist.

Die obenerwähnte quere Serie eignet sich am Besten zum Studium des Mesoderms. Hart hinter der Schalendrüse befinden sich noch immer die beiden Teloblasten als zwei grosse Zellen neben einander und ebenso wie im vorhergehenden Stadium erstrecken sich von hieraus die beiden Stränge kleinerer Mesodermzellen schräg empor nach vorn, auf beiden Seiten des Oesophagus, sich allmählich verjüngend, um unweit vor dem Oesophagus zu enden. Die grosse Zelle, welche in Fig. 47 hart hinter der Schalendrüse sichtbar ist, ist Einer der beiden Teloblasten, aber nicht in seinem grössten Diameter getroffen. Letzterer befindet sich nämlich mehr nach aussen, weil der Schnitt median ist und also eigentlich zwischen die beiden Teloblasten hindurch gehen sollte. Der hintere Teil des Entoderms hatte schon im Stadium der Fig. 47 einen geringeren Diameter als die vordere Hälfte. Durch das Einstülpen der Schalendrüse wird dieser Unterschied noch mehr ausgeprägt und erstreckt sich das Entoderm als ein Blindschlauch nach hinten, über die Schalendrüse und, hinter derselben sich ein wenig senkend, halb über, halb zwischen die beiden Teloblasten hindurch, um sich schliesslich gegen das Ektoderm zu legen zwischen Fuss und Schalendrüse (Fig. 47a). Dieser Blindschlauch stellt die Anlage des Darms dar, der, wie ich mit völliger Gewissheit habe dartun können, vollständig vom Entoderm geliefert wird. Anfänglich liegt der Darm in diesem Stadium genau median, wie denn auch der ganze Embryo bilateral symmetrisch ist. Es lässt sich leicht einsehen, dass an seiner Bildung nicht bloss die „Enteroblasten", sondern auch andere Zellen teilnehmen müssen. Eine scharfe Grenze zwischen Enddarm und Magen lässt sich noch nicht ziehen.

Bald fängt die enge Oeffnung der Schalendrüse an sich wieder auszubreiten, unter Gestaltsveränderung der Zellen der Einstülpung, und zwar zunächst vornehmlich derjenigen Zellen, welche den Grund derselben bilden. Diese flächen sich ab, in der Mitte zuerst, nach dem Rande allmählich weniger. Die Höhlung der Schalen-

drüse wird hierdurch viel geräumiger, während die Oeffnung nach aussen weit ist. Diese Oeffnung ist ringförmig, die Schalendrüse hat also die Gestalt eines Näpfchens. Einen medianen Durchschnitt giebt Fig. 48.

Stadium D

Völlig zurückgegangen ist die Einstülpung im Stadium, abgebildet in Fig. 49. Hier hat die Schalendrüse eine stempelförmige Gestalt erlangt, während die Höhe des Epithels überall gleich ist. Auch die Abflachung der angrenzenden Ektodermzellen als Folge der Kontraktion des Schalendrüsencomplexes ist jetzt wieder grösstenteils zurückgegangen. Dennoch ist die Umgrenzung der Schalendrüse noch immer deutlich, indem die Höhe der Zellen an seinem Rande plötzlich stark abnimmt.

Der Oesophagus hat sich weiter entwickelt, namentlich hat sich die Oeffnung nach aussen, die Mundöffnung, verringert und schärfer umgrenzt. Auch die Grenze vom kleinzelligen Ekto- und grosszelligen Entoderm ist noch immer ganz deutlich.

Der Fuss tritt jetzt ebenfalls deutlicher zu Tage, die Einstülpung am Hinterrande desselben, die hintere Fussfalte (a. vpl.) ist tiefer geworden; eine vordere Fussfalte, hart hinter dem Munde, tritt aber erst viel später auf. Die Höhlung des Fusses wird aufgefüllt von den Mesodermzellen, welche schon in Fig. 47 gleich anfingen einzuströmen und welche zweifelsohne grösstenteils von den Teloblasten herstammen, also zum primären Mesoderm gehören. Jederseits am Fusse tritt eine Wucherung des Ektoderms auf, die Anlage der Statocysten, der ersten Sinnesorgane, welche gebildet werden. Einige wenigen Zellen des Ektoderms fangen hier anscheinend an sich senkrecht auf das Epithel zu teilen. In dieser Weise entsteht ein kleines, solides Propfchen, wie in Fig. 50, und worin sich erst nach der Abschnürung vom Ektoderm ein Lumen bilden wird.

Das Velum differenziert sich zu zwei Lappen, auf beiden Seiten vor dem Munde, worauf sich kurzes Flimmerhaar zu entwicklen anfängt. In diesem Stadium, welches bei einer Temperatur von

14° C. nach ungefehr fünf Tagen erreicht wird, zeigt der Embryo denn auch die ersten unsteten Bewegungen, welche nachher in eine regelmässige Rotation übergehen werden. Von einer Bewegung der verschiedenen Teile gegenüber einander ist natürlich noch nicht die Rede, weil Muskeln noch nicht ausgebildet sind. Die beiden Velumlappen entwicklen sich auf der längsten Seite des Trapeziums, welches die Anlagen von Fuss und Velum im vorhergehenden Stadium zusammen bildeten. Die Zellen werden hier gross und hoch und bedecken sich mit einer feinen Wimperbekleidung: längere Flimmerhaare gelangen bei *Littorina* nicht zur Entwicklung.

Median zwischen den beiden Velumlappen befindet sich noch eine Gruppe grosser, vacuolisierter Zellen (Fig. 57), welche sich ebenfalls später mit einem feinen Cilienkleide bedecken. Von Conklin wurden sie bei *Crepidula* als die apikale Zellplatte angedeutet.

Zwischen dieser apikalen Zellplatte und den beiden Velumlappen ist das Epithel jederseits aus kleinen, zahlreichen Zellen zusammengesetzt. Die Kerne liegen hier dicht auf einander. Aus diesem Teile gehen die beiden Tentakel, die beiden Augen und wahrscheinlich auch die beiden Cerebralganglien hervor.

Beim Rückgehen der Schalendrüseneinstülpung ist wieder mehr Raum frei gekommen für das Entoderm hinter dem ehemaligen Blastoporus, jetzt Schlundpforte. Lag im vorhergehenden Stadium der grösste Teil des Darmlumens noch vor dem Blastoporus, jetzt hat eine Verschiebung nach hinten stattgefunden. Damit ist gleichfalls die Hervorwölbung des Ektoderms vor dem (Fig. 46) Velum, welche die Folge war des Aufdringens des Entoderms, wieder grösstenteils verschwunden. Doch schickt das Entoderm immer noch einen Ausläufer nach vorn auch, welcher unter der apikalen Zellplatte sich gegen das Ektoderm drängt, wodurch das Ektoderm an dieser Stelle beträchtlich ausgereckt und abgeplattet ist. Dieser Entodermfortsatz befindet sich aber nicht median, sondern mehr nach der linken Seite, sodass auch die Abflachung des Ektoderms näher beim linken als beim rechten Velumlappen liegt. Hierin offenbart sich also eine gewisse Asymmetrie.

Aber auch der Enddarm, welcher bis jetzt median lag, zeigt eine erste Verschiebung, und zwar nach rechts. Hierbei findet ein merkwürdiges Ereignis statt, welches bis jetzt noch bei keinem andren Gastropoden beobachtet wurde, und dennoch vielleicht von grosser Bedeutung ist. Der Enddarm zeigt eine geringe Verschiebung nach rechts und dabei gerät der rechte Teloblast in die Enge zwischen Ektoderm und Enddarm. Er wird vom Enddarm ein wenig in die Höhe geschoben, sodass er ganz wenig höher liegt als der linke, und zu gleicher Zeit: ins Ektoderm gedrängt. Dies ist z. B. deutlich ersichtlich aus Fig. 51, einer queren Serie entnommen. Die beiden Teloblasten liegen noch immer neben und gegen einander. Noch immer zeichnen sie sich durch ihre Grösse und durch die Grösse ihrer Kerne vor den angrenzenden Zellen aus. Die Verschiebung des Enddarms hat aber ihre Lage beeinflusst: beide sind ein wenig nach rechts mitgeschoben, sodass jetzt der linke ungefehr median liegt. Der rechte dagegen ist gegen das Ektoderm gedrängt, mit so grosser Gewalt dass dasselbe nachgegeben hat und die Zellen auseinandergewichen sind, wodurch jetzt der Teloblast frei an die Oberfläche gelangt.

Ein wenig weiter vorgeschritten ist wieder das Stadium, dem die Fig. 52 und 53 entnommen sind. Beide stammen aus einer sagittalen Serie und wurden durch einen zwischenliegenden Schnitt getrennt. Auf der ersten (Fig. 53) bemerkt man den grossen linken Teloblasten, zwischen Enddarm und Ektoderm eingeengt. Auf der andren (Fig. 52), zwei Schnitte weiter, befindet sich der rechte Teloblast, der sich mittlerweile nahezu äqual geteilt hat. Die beiden grossen Zellen sind leicht als Eindringer zu erkennen: die Zellen des Ektoderms schliessen an dieser Stelle nicht mehr regelmässig aneinander, wie das in Fig. 53 der Fall ist, sie werden durch die beiden Tochterzellen des Teloblasten aus ihrem Zusammenhang gedrängt, genau am Rande der Schalendrüse.

Weiterhin ist aus Fig. 53 ersichtlich, wie die Anlage des Statocysten sich vom Ektoderm abgeschnürt hat. Als ein solides Zellenkugelchen liegen sie jederseits im Fusse.

Stadium E

Einen sagittalen, medianen Schnitt eines anschliessenden Stadiums führt uns Fig. 54 vor. Die Schalendrüse wölbt sich nach aussen vor, offenbar unter dem Einflusse des Entoderms, welches sich dagegen drängt. Im Zentrum fängt schon die Abflächung der Zellen an. Die Grenzen der Schalendrüse lassen sich noch deutlich feststellen in der Fig. 54. An der Hinter-unterseite ist sie erkennbar an der plötzlichen starken Höhenabnahme, welche die Epithelzellen daselbst am Rande zeigen; die Zellen der Schalendrüse sind hoch, diejenigen des angrenzenden Epithels abgeplattet. An der Vorder-obenseite dagegen bemerken wir die Nachkommen des rechten Teloblasten, welche sich durch ihre Grösse und ihr Hervorstehen nach aussen noch immer leicht erkennen lassen. Sie unterbrechen hier den an der Hinter-unterseite so regelmässigen Uebergang des höheren Schalendrüsen- in das niedrigere angrenzende Epithel, und deuten in dieser Weise zu gleicher Zeit die Grenze der Schalendrüse an.

Auch der linke Teloblast teilt sich jetzt. Die Tochterzellen sind nicht gross genug mehr, dass man sie noch länger von den übrigen Mesodermzellen zu unterscheiden vermag: sie verlieren sich in der Menge. Auch das Schlicksal der in das Ektoderm gedrängten Nachkommen des rechten Teloblasten habe ich nicht weiter verfolgen können, durch fortgesetzte Teilungen werden sie bald so klein, dass sie sich von den angrenzenden Ektodermzellen nicht länger unterscheiden lassen. Hiermit sind also die beiden Teloblasten aus unsrem Gesichtsfelde verschwunden.

Der Enddarm entwickelt sich jetzt kräftig und drängt sich hart über dem rechten Teloblasten ebenfalls durch das Ektoderm, wie aus Fig. 55 ersichtlich ist, welche deutlich dartut, dass von einer Beteiligung des Ektoderms an die Bildung des Enddarms nicht die Rede ist. Eine Oeffnung tritt indessen noch nicht auf.

Der Oesophagus verkehrt noch immer ungefehr in derselben Lage, von der Anlage der Radulaausstülpung lässt sich noch

nichts verspüren. Im Querschnitt ist er leicht abgeplattet in der Richtung von vorn nach hinten.

Die hintere Fussfalte hat sich noch ein wenig mehr vertieft. Das hohe Epithel des Fusses geht hier plötzlich über in das dünne Epithel, welches sich zwischen Fuss und Schalendrüse befindet. Das Innere des Fusses ist mit nicht differenzierten Mesenchymzellen aufgefüllt. In den beiden Statocysten zeigt sich ein erstes, noch enges Lumen (Fig. 56).

Die Epithelzellen der beiden Velumlappen sind noch ein wenig höher und grösser geworden (Fig. 57).

Die weitere Entwickelung des Embryos werden wir an den einzelnen Organen behandeln, wobei ein jedes mehr zu seinem Rechte gelangen kann, namentlich auch in Hinsicht auf die vergleichenden und allgemeinen Betrachtungen, welche bisher fortgelassen wurden, als bei einer Schilderung der gesammten Entwicklung.

V. Das Velum

Wie Mead (1897) zuerst in vollständiger Weise verfolgte, bilden die Trochoblasten bei Anneliden, wie *Amphitrite* und *Clymenella*, den Prototroch, einen Kranz von Wimperzellen vor dem Munde ringsum die sog. „Scheitelplatte" der Trochophora. Wenn ihre Zahl in jedem Quadrante vier, im Ganzen also 16 beläuft, teilen sie sich nicht weiter und bekleiden sich sofort mit feinen Wimpern. Ihre Lage und Anordnung stimmt genau mit derjenigen bei *Littorina* im Stadium der Fig. 27 überein. Das Molluskenkreuz, wovon man doch auch bei Anneliden reden kann, ist dann aber noch weniger weit entwickelt, noch aus weniger Zellen zusammengesetzt. Zu diesen 16 „primären Trochoblasten" gesellen sich darauf noch 9 „secondary prototrochal cells", vom zweiten Mikromerenquartette herstammend, in der Weise angeordnet, dass sie die Lücken zwischen den vier isolierten Gruppen primärer Trochoblasten ausfüllen und den Ring schliessen. Auf der Hinterseite aber beteiligen die Nachkommen von 2 d sich

hieran nicht, sodass der Prototroch hier offen bleibt. Erst nachher schliesst sich diese Lücke, indem von beiden Seiten her die äusseren Trochoblastzellen sich einander nähern, quer durch die Nachkommen der Basalzelle des hinteren Kreuzarmes hindurch, und sich schliesslich, die letzteren beiseite dringend, gegen einander legen. Einige Zellen des ersten Quartetts, Nachkommen der soeben erwähnten Basalzelle, gelangen dabei ausserhalb des Prototrochs. Zusammen bilden primäre und sekundäre Trochoblasten einen Kranz von Zellen, welche, weil sie sich nicht mehr teilen, sich bald durch ihre Grösse vor den übrigen Zellen auszeichnen. Bei andren Anneliden erfolgt die Prototrochbildung in völlig übereinstimmender Weise, wie z. B. Child (1900) für *Arenicola* zeigte.

Ebenso wie im ganzen Furchungsverlaufe weisen die Lamellibranchier auch in der Bildung des Wimperkranzes der Trochophoralarve eine auffallende Uebereinstimmung mit den Anneliden auf, wie Meisenheimer (1896) für *Dreissensia* dargetan hat. Und nicht weniger auffallend ist die Uebereinstimmung, welche der Diotocardier *Trochus* nach den Untersuchungen Rorerts (1902) mit den bei Anneliden und Lamellibranchiern aufgefundenen Verhältnissen aufweist. Die primären Trochoblasten stehen hier in Grösse denjenigen der Anneliden nicht nach. Sie teilen sich auch hier nicht weiter, wenn ihre Zahl im Ganzen 16 beträgt. Auch hier werden die Lücken zwischen den vier Vierergruppen von je drei Zellen des zweiten Quartetts (wobei die beiden Nachkommen der Tipzelle) aufgefüllt, mit Ausnahme offenbar wieder der Hinterseite, wo die beiden jederseits des hinteren Kreuzarmes befindlichen Vierergruppen von Trochoblasten ein deutliches Bestreben offenbaren, sich einander zu nähern. Die fünfundzwanzig Prototrochzellen, welche sich bald mit Wimpern bekleiden, bilden anfänglich eine doppelte Reihe, schieben sich aber nachher in solcher Weise zwischen einander, dass sie einen einfachen Ring grosser Wimperzellen bilden. Weitere Differenzierung unterbleibt.

Auch das Velum von *Ischnochiton* schliesst sich nach Heath (1899) hierbei an.

Ein ringförmiges Velum begegnen wir weiterhin bei *Patella*

(Pelseneer 1911), *Acmaea* und *Haliotis* (Boutan) und *Fissurella* (Boutan 1886). Wie Pelseneer bemerkt, haben wir es in diesem Falle immer mit einer schnellen Entwicklung und frühzeitigem Antritt des freischwimmenden Lebens zu tun.

Aus alledem geht wohl hervor, dass der Prototroch in allen den untersuchten Formen wohl als ein ursprünglich vollkommen radiäres Organ zu betrachten ist, weil die Abweichungen auf der Hinterseite offenbar die Folge sind des Umstandes, dass hier die Zellen des zweiten Quartetts mehr auf die vegetative Seite hinübergewandert sind, um die Lücke auszufüllen, welche durch das Wegsinken der beiden Teloblasten entstanden war.

Die Zusammensetzung des Prototrochs unterliegt, schon innerhalb der Gruppe der Anneliden, gewissen Variationen, — vornehmlich in Bezug auf die sekundären Trochoblasten — welche für Child (1900) ein Hindernis bilden, den Prototroch, sogar bei den verschiedenen Anneliden, als homolog zu betrachten, während Mead (1897) darin keine Beschwerde erblickt, nicht bloss das Velum der Anneliden, sondern auch dasjenige der Mollusken homolog zu schätzen, eine Auffassung, welcher Torry (1903) sich, meines Erachtens mit vollem Rechte, anschliesst.

Das Velum der Monotocardia ist eine mehr zusammengesetzte Bildung als der ringförmige Prototroch der Trochophora. Sie tritt auch erst später deutlich zu Tage, was die Bestimmung der Herkunft ihrer Komponente erheblich erschwert, um so mehr weil die Zahl der Zellen auch erheblich grösser ist als beim Prototroch und die Umgrenzung weniger scharf. Die spätere Aufnahme der Funktion und die mehr differenzierte Gestalt des Velums gehen parallel dem späteren Ausschlüpfen aus den Eikapseln, wobei das Trochophorastadium vorbeigegangen wird.

In den Fällen, worin bis jetzt bei Monotocardiern mit mehr oder weniger Gewissheit die Herkunft der Zellen des Velums bestimmt werden konnte (*Crepidula*, *Planorbis*, *Physa*), waren an der Bildung desselben bloss die beiden vorderen Gruppen von Trochoblasten beteiligt, nebst einigen Zellen des zweiten Quartetts im vorderen und bisweilen auch in den seitlichen Quadranten. Es ist also

offenbar bloss der vorderen Hälfte des Prototrochs der Anneliden, Lamellibranchier und Diotocardier gleichwertig, während die hintere Hälfte die Kopfblase bildet. Während bei *Crepidula* und anderen Prosobranchiern das Velum als zwei hart vor und auf beiden Seiten des Mundes befindlichen und mit Wimpern bekleideten Lappen sich erhebt, stellt es bei den Pulmonaten, wie *Planorbis* und *Physa*, noch bloss eine quere Reihe Wimperzellen hart vor dem Munde, zwischen letzterem und den auswachsenden Tentakeln, dar.

Bei *Littorina* sind die präoralen Velumlappen gut entwickelt. Weil eine Kopfblase fehlt, ist aber auch der hintere Abschnitt des Velums besser entwickelt als bei den obenerwähnten Formen und dieser Umstand macht, dass das Velum von *Littorina* uns wichtige Aufschlüsse liefern kann über die Rückführung des Velums der Monotocardier auf den Prototoch der Diotocardier und der Anneliden.

Wie wir früher gesehen haben, tritt bei *Littorina* bei der Furchung des ersten Quartetts zwar eine Abweichung von der radiären Symmetrie zu Tage, aber diese ist von geringer Bedeutung im Vergleich zu Formen mit einer Kopfblase. Bald nach der Gastrulation macht sich nun bei der Betrachtung des Eies vom animalen Pole ein ziemlich umfangreiches Zellcomplex bemerkbar, welches sich mehr oder weniger deutlich zu einer einheitlichen Bildung zusammenfügt und am Rande eine mehr oder weniger deutliche Abgrenzung gegen die benachbarten Zellen aufweist. Dies findet offenbar seinen Grund darin, dass die Zellen sich zu einem flachen Epithel anordnen, während die umliegenden Zellen ein noch weniger festes Gefüge aufweisen, und weiter dass der Rand des erwähnten Komplexes sich ein wenig erhebt über den letzteren, infolge der flachen Gestalt, welche es anzunehmen bestrebt ist. Dieses Zellcomplex ist nun hauptsächlich aus den Zelleu des Kreuzes und der Trochoblasten zusammengesetzt. Die Umgrenzung ist nicht so scharf, dass sich mit Gewissheit bestimmen lässt, ob auch noch andre Zellen des zweiten Quartetts dazu gerechnet werden müssen. Die Tipzellen des hinteren Armes gehörten aber entschieden

nicht mehr dazu. Wir sehen, dass die Zusammensetzung dieses Komplexes in den Hauptzügen mit derjenigen des Prototrochs und dem von letzterem umgebenen Velarfelde oder der Scheitelplatte der Anneliden und Diotocardier übereinstimmt, und offenbar haben wir hier denn auch die erste Andeutung des Velums vor uns. Durch das Zurückbleiben des hinteren und die Ausbreitung des vorderen Armes befinden sich die beiden hinteren Gruppen von Trochoblasten ein wenig näher bei einander als die beiden vorderen (Fig. 37), sodass das Velarfeld vorn ein wenig breiter ist als hinten.

Im Stadium der Fig. 42 finden wir dieses Velarfeld in derselben Gestalt wieder. Infolge des asymmetrischen Auswachsens der Gastrula ist es jetzt aber nach vorn gewandert und überdeckt als eine stempelförmige Kappe die Vorderseite des Embryos. Auch im Längsschnitte (Fig. 43) sind seine Grenze sichtbar (vel.) Obgleich ich die einzelnen Zellen so weit nicht verfolgt habe, konnte ich doch constatieren, dass sie alle ungefehr gleich gross waren, und dass die Zellen der hinteren Hälfte sich in dieser Hinsicht gar nicht von denjenigen der vorderen Hälfte unterschieden, wie das bei Formen mit einer Kopfblase so sehr der Fall ist.

Im Stadium der Fig. 46 fängt die erste Andeutung der Velumlappen an sich zu zeigen. Dieselben entwicklen sich, indem links und rechts der Vorderrand des Velarfeldes sich erhebt. Mittlerweile ist das Velum noch weiter nach vorn bis hart vor den Mund gerückt, wie das auch beim Prototroch der Anneliden und Mollusken geschieht, ohne dass bis jetzt noch mit Gewissheit das Schicksal der Zellen des zweiten Quartetts, welche sich ursprünglich hier fanden, ermittelt ist. Das Wahrscheinlichste achte ich wohl, dass sie nach hinten wandern, wo eben eine starke Entfaltung des zweiten Quartetts, welche zum Auftreten der Schalendrüse führt, erfolgt.

Durch das Auftreten der beiden Velumlappen erhält das Velum einigermassen die Gestalt eines Herzens mit abgestutzter Spitze. Vornehmlich auf dem Rande, welcher sich verdickt, entwickelt sich nunmehr eine feine Wimperbekleidung und der

Embryo fängt an, anfänglich zögernd, zu rotieren. Dies erfolgt im Stadium der Fig. 49, ungefehr 5 Tage nach dem Anfang der Entwickelung (bei einer mittleren Wassertemperatur von 14° C.).

Eine klare Vorstellung der Gestalt des Velums liefern uns die beiden Querschnitte 57 und 58 durch das Stadium E. Wie schon bemerkt, entwicklen sich die Velumlappen auf der längsten Kante des Trapeziums, welches von Velum und Fussanlage im Stadium C dargestellt wird. Die längste Kante zeigt bald eine sich vertiefende Einbuchtung in der Mitte, wodurch die beiden Velumlappen gesondert werden. Ihr Epithel ist aus immer grösser und höher werdenden Zellen zusammengesetzt, welche infolge starker Vacuolisierung bloss bleich gefärbt werden.

Von den beiden Querschnitten des Stadiums E trifft nun der obere den Oesophagus nahe, unterhalb des Mundes. Wir sehen hier dorsal median die Gruppe ebenfalls grosser und vacuolisierter Zellen, von Conklin als „dorsal cell-plate" angedeutet. Nach aussen folgt jederseits das kleinzellige Epithel, woraus die Tentakel, die Augen und die Cerebralganglien hervorgehen werden, die sog. „Sinnesplatten". Diese werden auf der Aussenseite wieder von den beiden Velumlappen begrenzt, welche wieder an den Fuss stossen. Die Grenze gegen den letzteren ist jetzt noch wenig scharf ausgeprägt, nachher aber tritt hier die vordere Fussfalte auf.

Gehen wir jetzt weiter nach unten, so sehen wir das Bild der Fig. 59 ganz allmählich in dasjenige der Fig. 58 übergehen. Die beiden Ektodermverdickungen des Velums setzen sich nach unten fort und nähern sich allmählich nach der Mitte. Scharf bleibt der Uebergang des hohen Velumepithels nach aussen in das viel niedrigere des Eingeweidensacks. Dorsal dagegen geht es bloss ganz unmerklich über in das niedrigere Epithel, welches das Zentrum des Velums einnimmt, und wogegen sich der einigermassen asymmetrische präorale Ausläufer des Entoderms drängt. Nach unten nähert sich das erhöhte Velumepithel von links und rechts mehr der Mitte und vereinigt sich schliesslich zum Hinterrande des Velums. Vorn ist das Velum also ein wenig breiter als hinten und dies stimmt überein mit der oben erwähnten Tatsache,

dass schon in früheren Stadien die beiden vorderen Gruppen Trochoblasten weiter auseinander liegen als die beiden hinteren (Fig. 37). Ohne Zweifel sind es diese vorderen Gruppen, welche die beiden Velumlappen erzeugen, welche sich nachher kräftig entfalten. Die Zellen werden sehr gross und hoch, das Lumen der Lappen ist bloss eng und enthält nachher keine Mesodermzellen mehr. Sie finden sich nachher auf der Vorder- und Aussenseite der auswachsenden Tentakel. Ein feines Wimperkleid bedeckt die Oberfläche. Aber auch hinter den Tentakeln setzt sich der Velumrand als ein querer Band fort, welcher die beiden Lappen vereinigt. Er bildet hier die abgestutzte Unterseite der herzförmigen Figur, welche das Velum darstellt.

Ein weiter vorgeschrittenes Stadium führt uns der Querschnitt der Fig. 62 vor, wo die Velumzellen erheblich höher geworden sind und das Velum durch eine tiefe Einschneidung vom Fusse getrennt wird. Der Gegensatz zwischen den kleinzelligen und sich intensiv färbenden Sinnesplatten einerseits und den gross- und bleichzelligen Velumlappen und der apikalen Zellplatte, deren Zellen in Gestalt mit denjenigen des Velums übereinstimmen, andrerseits, hat sich beträchtlich gesteigert. Die Anlagen des Auges und des Tentakels sind sichtbar. Die apikale Zellplatte wird wahrscheinlich von den Basalzellen des vorderen Kreuzarmes gebildet, ebenso wie bei *Crepidula*.

Wir gelangen demnach zum Schlusse, dass das Velum der Monotocardier zu betrachten ist als eine mehr differenzierte Form des Prototrochs der Anneliden und primitiven Mollusken, wobei die radiäre Symmetrie von einer bilateralen Symmetrie ersetzt ist. Etwas derartiges sehen wir übrigens auch bei den Lamellibranchiern geschehen. In der schalenlosen Trochophora weist hier der Prototroch die urprüngliche Gestalt eines runden Wimperkranzes auf. Sobald das zweiklappige Schälchen sich gebildet hat, ändert sich dies aber. Es bildet sich ein medianer Längsstreifen verdünnten Epithels über das Velumfeld, wodurch das Velum zusammengefaltet und in dieser Weise innerhalb der Schale zurückgezogen werden kann. Die runde Gestalt ändert sich zu

gleicher Zeit in eine längliche, die radiäre Symmetrie wird von einer bilateralen ersetzt. Am genauesten wurde dies von Meisenheimer (1901) bei *Dreissensia* beschrieben.

Während nun bei den Lamellibranchiern das Velum noch zwei Symmetrieachsen behält, eine Längs- und eine Querachse, gehen die Monotocardier auch der letzteren noch verlustig, indem das Velum sich vorn kräftiger entwickelt als hinten, wodurch es, wie schon bemerkt wurde, die Gestalt eines Herzens ohne Spitze erhält.

Am Munde setzt sich das aus grossen, vacuolisierten und mit Wimpern bekleideten Zellen zusammengesetzte Epithel des Velums unmittelbar fort in die ebenfalls ziemlich grossen, vacuolisierten und mit Wimpern bekleideten Zellen, welche sowohl die dorsale als die ventrale Wand des Stomodaeums zusammensetzen. In dieser Weise hängen die beiden Velumlappen auch mittels der ventralen Mundlippe mit einander zusammen. Mir scheint es indessen mit Meisenheimer und Robert nicht zutreffend, hier von einem post-oralen Velum zu reden, wie es Conklin bei *Crepidula* tat.

Wenn die Larve aus der Kapsel ausschlüpft, hat sich der Kriechfuss schon entwickelt, sodass das Velum nicht mehr benutzt wird um frei umherzuschwimmen. Es dient bloss dazu, der Larve eine rotierende Bewegung in der Eiweissmasse innerhalb der Kapsel zu geben. Diese Rotation findet, wie schon mehrmals bemerkt wurde, in hinterwärtsche Richtung statt. Beim Ausschlüpfen ist das Velum schon beträchtlich reduziert und bald geht es vollständig über in die umliegende mehr kleinzellige Epidermis.

Primitiver verhält sich in dieser Hinsicht *Littorina littorea*, wo auf dem Velum sich eine sehr kräftige und lange Bewimperung entwickelt, womit die Larve, welche hier viel früher ausschlüpft, frei planktonisch umherschwimmt.

VI. Der Fuss

Der Fuss, das Velum und das Stomodäum entwicklen sich gleichzeitig und bilden zusammen ein Stockwerk auf der Gastrula, welches ausschliesslich aus Ekto- und Mesoderm zusammengesetzt ist. Dieses Stockwerk können wir mit Naef (1911) als Kopffuss gegenüber

den Eingeweidesack stellen, welcher alles Entoderm enthält, während Ekto- und Mesoderm bloss eine untergeordnete Rolle spielen.

Im Gegensatz zum Velum ist der Fuss aus kleinen plasmareichen Zellen zusammengesetzt, welche ein Epithel bilden, worin die Kerne dichtgehäuft liegen, und das denn auch sowohl auf Schnitten wie an Totalpräparaten viel intensiver gefärbt wird als das Velum. Auf der Hinterseite wird der Fuss von seinem ersten Auftreten an von der hinteren Fussfalte begrenzt, welche, anfänglich wenig tief (Fig. 47), schon bald deutlicher wird. Vorn geht der Fuss anfänglich ohne Grenze in das Stomodaeum und auf den Seiten in das Velum über. Von einer doppelten Anlage ist bloss wenig zu verspüren. Doch lässt sich bei der allerersten Anlage noch wohl eine Andeutung einer Doppelnatur beobachten (Fig. 46), welche indessen schon recht bald wieder verschwindet.

Bald flächt sich die Unterseite des Fusses ab und bildet sich hier das Operculum (Fig. 61), während die Oberseite sich mit feinen Wimpern bekleidet. Von einer ähnlichen Einstülpung, als der Bildung der Schale vorangeht, ist bei der Produktion des Operculums nicht die Rede. Das Operculum-epithel zeigt eine regelmässige Anordnung cylindrischer Zellen, etwas grösser als die, welche das Epithel der künftigen Sohle des Fusses bilden. Median wird das kleinzellige Epithel der freien Oberseite von einer Längsreihe grosser, bleicher Zellen durchsetzt. Auch bei *Crepidula* wurden von Conklin an Totalpreparaten einige derartigen Zellen median auf dem Fuss abgebildet und als „Pedal cell-plate" angedeutet.

Längere Zeit nach der hinteren Fussfalte tritt die vordere Fussfalte (v. vpl.) auf, welche den Fuss gegen den Oesophagus und das Velum abgrenzt. Median ist diese Falte am wenigsten tief (Fig. 65), um nach den Seiten, wo sie die Grenze gegen das Velum bildet, sich immer mehr zu vertiefen.

Schon frühzeitig erfolgt im Fusse eine beträchtliche Anhäufung von Mesodermzellen, welche eine dichte Ausfüllung bilden. (Fig. 54). Wenn aber der Fuss anfängt stärker auszuwachsen, wird ihr Gefüge weniger fest und liegen sie mehr zerstreut in

einem übrigens leeren Raume, wie aus Fig. 61 und 65 erhellt. In der Wirklichkeit ist diese Lichtung indessen nicht so gross wie aus einem medianen Schnitte wie Fig. 65 hervorzugehen scheint. Denn unter der vorderen Fussfalte (Orientierung wie in Fig. 65) und vor der anfänglich ebenfalls in den Fuss auswachsenden Radulatasche finden sich die beiden eben gebildeten Pedalganglien, in diesem Stadium noch nahezu undifferenzierte Zellklumpen. Gegen dieselben legen sich in grosser Zahl die umherschweifenden Mesenchymzellen, welche den Raum zwischen dem Ektoderm ringsum und den Pedalganglien nahezu auffüllen. Ausserhalb der beiden Pedalganglien, im distalen Teile des Fusses also, bleibt aber ein grosser Raum übrig, worin bloss zerstreute Mesodermzellen sich finden. Dieser leere Raum setzt sich fort zwischen den beiden Pedalganglien bis an die Radulatasche, als ein auf Querschnitt nahezu runder Sinus, aufgelassen von den sich um die Pedalganglien anhäufenden Mesenchymzellen. Hierdurch ist der Längsschnitt der Fig. 65 geführt, der natürlich median zwischen die beiden Pedalganglien hindurch geht. Hinter den Pedalganglien, auf den beiden Seiten der Radulatasche, finden sich die beiden Statocysten. Auch gegen die Radulatasche sammlen sich die Mesenchymzellen an, welche nachher die sog. Zungenknorpel und die Muskeln der Zunge liefern werden. Schliesslich fängt noch in diesem Stadium der grosse Fussretraktor, der Musculus columellaris, an sich zu bilden. Eine Anhäufung von Mesodermzellen findet sich an der Basis des Fusses, zwischen der Radulatasche und den beiden Pedalganglien einerseits und dem Operculumepithel anderseits. Fig. 65 zeigt einen Längsschnitt derselben, und zeigt weiterhin, wie diese Zellen schon einen gewissen Zug auszuüben anfangen auf die Ektodermzellen des Operculum-Epithels, woran sich der Muskel befestigt, wie aus der Anordnung dieser Zellen deutlich hervorgeht. Ein Querschnitt des Fusses, hier nicht abgebildet, zeigt, dass diese Zellanhäufung gegen das Operculumepithel median liegt und sich fast uber die ganze Breite des Fusses erstreckt. Andeutungen einer Doppelnatur lassen sich hier nicht entdecken. Proximal biegt sich

diese Retractoranlage an der Basis des Fusses um und legt sich an denjenigen Teil des Ektoderms, welcher später gegen die Columella der Schale zu liegen kommt, unter der auf dieser Seite sehr wenig entwickelten Mantelfalte. In diesem proximalen Teile fängt die Umgestaltung der Mesodermzellen zu Muskelzellen zuerst an: während im Stadium der Fig. 65 die im Fusse gelegenen Zellen noch kaum anfingen sich zu differenzieren, hatten sich die Zellen des proximalen Teiles schon in die Länge ausgezogen und zeigten deutlich die Beschaffenheit von Muskelfasern. In diesem proximalen Teile verschmälert sich der Muskel recht beträchtlich und verläuft merkwürdigerweise gänzlich auf die linke Seite, sodass sein Anheftungspunkt hier hinter dem Oesophagus liegt, dessen untere Teil (Orientierung immer wie in Fig. 65) ebenfalls nicht mehr median verläuft, sondern nach links gewandert ist (Vergl. Kap. IX). Daher denn auch der proximale Teil des Muskels nicht mehr auf den Schnitt der Fig. 65 fällt, der den distalen Teil sagittal trifft. Ebensowenig wie auf diesem Schnitt die Mündung des Stomodäums in den Magen sichtbar ist.

Zwischen der vorderen Fussfalte und dem Aussenrande des Operkulums findet sich nun die eigentliche Fusssohle. In der medianen Längslinie verläuft hierüber noch immer eine Reihe mit Wimpern bekleideter Zellen, welche sich durch beträchtlichere Grösse und schwächere Plasmafärbung, als Folge der Vacuolisierung, von dem übrigen kleinzelligen Epithel des Fusses unterscheiden. In ihrer Gestalt stimmen sie mit den Zellen der „apical cell-plate" zwischen den beiden Tentakeln überein und schliessen sich proximal an die ebenfalls grossen und bleichen Wimperzellen der Oesophaguswand an. Offenbar entspricht diese mediane ventrale Wimperzellenreihe dem Neurotrochoid (Eisig, 1899) der Anneliden.

Schon in Fig. 65 ist der Anfang einer neuen queren Falte sichtbar, welche den Fuss in zwei Teile trennen wird. Der hintere dieser beiden Abschnitte stimmt offenbar mit dem Metapodium überein, wie wir dasselbe bei den Heteropoden z. B. so deutlich abgegrenzt finden als denjenigen Abschnitt des Fusses,

welcher das Operculum trägt. Der vor der Falte gelegene Abschnitt ist dann als das Propodium zu betrachten. Die quere Falte, welche diese beiden Teile trennt, und welche über die ganze Breite des Fusses verläuft, werde ich als quere Fussfalte (dw. vpl.) bezeichnen.

Bei *Littorina* bleibt das Metapodium in der Entwicklung gänzlich beim Propodium zurück. Das letztere wächst kräftig aus und wird zum eigentlichen Kriechfusse, das Metapodium wächst fast gar nicht und wird folglich in Bezug auf das Propodium immer kleiner und unansehnlicher. Deutlicher ist die Abgrenzung zwischen Pro- und Metapodium schon ausgeprägt in Fig. 70, welche wieder ein etwas weiter vorgeschrittenes Entwicklungsstadium darstellt. Das Propodium übertrifft hier das Metapodium schon beträchtlich an Grösse, wodurch die quere Fussfalte von der Mitte der Fusssohle, wo sie zuerst auftrat, mehr nach hinten gelangt ist. Im Propodium, dicht hinter der vorderen Fussfalte, entwickelt sich jetzt eine neue Einstülpung. Es ist diesmal keine über die ganze Breite sich erstreckende Falte, sondern eine quere Riefe, welche ausschliesslich median das Propodium aufs Neue in zwei Abschnitte zerlegt. Auf den Seiten jedoch hangen diese beiden Abschnitte mit einander zusammen. Wir haben es hier mit der Lippendrüseneinstülpung zu tun, eine fingerförmige, nicht sehr tiefe Einstülpung, am Grunde leicht erweitert.

Wir sind hiermit an die Besprechung der Schleimdrüsen des Fusses getreten. Es war natürlich nicht meine Absicht, hiernach eine histologische Untersuchung anzustellen. Dazu wären andere Fixierungs- und Färbungsmethoden als von mir angewendet wurden erförderlich gewesen. Aber die Resultate, wozu ich hinsichtlich der Herkunft der Fussdrüsen gelangte, verdienen gewiss die Aufmerksamkeit. Es ist eigentlich das erste Mal, dass die Entwicklung des Fusses von seinem ersten Auftreten an bis zum erwachsenen Tiere einigermassen vollständig verfolgt wird.

Die Fussdrüsen der Gastropoden wurden bis jetzt ausschliesslich von vergleichend-anatomischem und histologischem Gesichtspunkte aus untersucht, so von Carrière (1882), Houssay (1884) und

Thiele (1897), wobei aber die Fülle der sich intensiv färbenden Sekretionsprodukte ohne Zweifel ein grosses Hindernis bildete zum Erlangen eines richtigen Verständnisses des Baues dieser Drüsen. Der meiste Wert ist denn auch ohne Zweifel einer Untersuchung nach ihrem ersten Auftreten beizulegen.

Die nicht unbeträchtliche Lichtung, welche im Stadium der Fig. 65 noch im Fusse anwesend ist und worin die Mesenchymzellen frei umherwandern, wird bald nachher immer mehr von den letzteren aufgefüllt. Auch wird der aufzufüllende Raum selbst schon kleiner durch das Auftreten der queren Fussfalte, der Lippendrüse, sowie durch das Aufschwellen der Pedalganglien, welche so voluminös werden, dass sie, anfänglich durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt, einander schliesslich in der Mitte berühren. Die Mesodermzellen, welche sich um dieselben angehäuft hatten, müssen jetzt wohl anderswo ein Unterkommen suchen und hierdurch wird der distale Teil des Fusses immer mehr von den letzteren aufgefüllt. Auch die beiden Paare kleiner Ganglien, welche von der Fusssohle aus gebildet werden und sich hinter gegen die Pedalganglien legen, beteiligen sich an der Ausfüllung des Fusslumens. Dazu gesellt sich nun wahrscheinlich noch ein weiterer Umstand.

Nach Meisenheimer findet bei *Dreissensia polymorpha* in den Fuss eine Einwucherung von Mesenchymzellen statt vom Ektoderm aus, und hat die Zellmasse, welche das Binde- und Muskelgewebe des Fusses liefert, völlig in dieser Weise seinen Ursprung genommen und nicht aus den Urmesodermzellen. Auch ich bin, unabhängig von Meisenheimer, zur Vermutung gelangt, dass um das Stadium der Fig. 65 eine Mesenchymeinwucherung aus dem Epithel der Fusssohle erfolgt. Die innere Grenze des Ektoderms gegen die benachbarten Mesenchymzellen, — anderswo, z. B. beim Operculumepithel, der Radulatasche, der Lippendrüse, immer so deutlich ausgeprägt — ist nämlich an verschiedenen Stellen der Fusssohle nicht wahrnehmbar, wie z. B. auch auf dem Schnitte der Fig. 65 der Fall ist.

Um so mehr auffallend ist dies, weil in allen vorhergehenden

Stadien die innere Grenzlinie des Epithels auch hier überall gleich scharf war (Fig. 54, 61), und ebenso ist dies wieder der Fall in älteren Stadien. Man bekommt den Eindruck, dass um das Stadium der Fig. 65 eine Einwucherung von Mesodermzellen vom Ektoderm aus stattfindet. Etwas Ähnliches beschreibt nun MEISENHEIMER (1901) bei *Dreissensia* und die Entwicklungsstadien des Fusses weisen in beiden Fällen eine gewisse Uebereinstimmung auf. Auch bei *Dreissensia* haben sich am Zeitpunkte, wo diese Einwucherung stattfindet, die Pedalganglien eben vom Ektoderm gelöst; auch hier tritt eben die erste Anlage einer Drüse, in diesem Falle der Byssusdrüse, auf, welche indessen der Lippendrüse nicht ohne Weiteres homolog zu stellen ist.

Die Feststellung einer Einwucherung von Mesenchymzellen aus dem Ektoderm mittels Schnittenbilder ist immer eine schwierige Sache, weil man nur gar zu leicht irren kann in der Deutung der Bilder. Die Uebereinstimmung von MEISENHEIMERS und meiner Beobachtung an so verschiedenen Objekten macht es indessen m. E. in diesem Falle wohl wahrscheinlich, dass in der Tat eine derartige Einwucherung hier stattfindet.

Weniger kann ich MEISENHEIMER's Angabe, aus den so entstandenen Mesenchymzellen gehe das ganze System von Bindegewebe- und Muskelfasern des Fusses hervor, für *Littorina* beistimmen. Wie aus der Beschreibung der weiteren Entwicklung des Fusses hervorgehen wird, ist hiervon bei *Littorina* wohl nicht die Rede. Dagegen scheint es mir nicht unwahrscheinlich, dass diesen Mesenchymzellen eine bedeutende Rolle bei der Zusammensetzung der Fussdrüsen zukommt.

In einem Stadium, ein wenig weiter vorgeschritten als das in Fig. 70 dargestellte, finden wir den Fuss ziemlich dicht aufgefüllt mit den verschiedenen Ganglien, dem Musculus columellaris und, besonders den distalen Teil, mit den Mesenchymzellen. Die Grenze des Fusssohlenepithels gegen die Mesenchymzellen ist jetzt wieder überall ziemlich scharf ausgeprägt, ebenso wie das bei *Dreissensia* später wieder der Fall ist. Die Lippendrüse hat sich nicht viel weiter eingestülpt als in Fig. 70 und wird auch nachher nicht

tiefer mehr, ja, im Verhältnis zum auswachsenden Fusse nimmt sie sogar in Umfang ab. Im Querschnitt zeigt sie sich in ihrem unteren Abschnitte vollkommen rund, mehr nach aussen wird der Durchschnitt ein Ellips, welcher quer zur Längsachse des Fusses steht, und die Mündung hat, wie oben schon erwähnt wurde, die Gestalt einer queren Riefe.

Jetzt fangen die Mesenchymzellen, welche sich in dem hinter der Lippendrüse befindlichen Abschnitt des Propodiums, im Metapodium und rings um die quere Fussfalte finden und daselbst überall eine mächtige Schicht unter dem Epithel bilden, an, eine Substanz zu produzieren, welche sich bei der von mir angewandten Färbmethode (Ehrlichs Hämatoxylin) schön indigo färbte. Von verschiedenen zerstreuten Zentra ausgehend, breitet sich ihr Auftreten bald aus über eine dichte und viele Zellen hohe Schicht unter dem Epithel der Fusssohle von der Lippendrüse bis zum Rande des Operculums. Die Mächtigkeit dieser Zellenschicht ist derart, dass sie das Metapodium eben auffüllt, also gleich der Höhe der Metapodiums (Fig. 74, *1* und 77). Als ein dichtes, fleckiges Geflecht breitet sich die intensiv violett gefärbte Substanz über diese Zellen aus, deren mattblaue Kerne unverändert zwischen den Maschen desselben sichtbar bleiben, solange die Dichtheit des Sekretionsproduktes nicht zu gross wird. Das Ektoderm der Fusssohle, anfänglich aus sehr hohen Zylinderzellen zusammengesetzt, später aber viel niedriger und mit Wimpern dicht bekleidet, zeigt auf der Innenseite eine scharfe Grenzlinie gegen dieses sich so lebhaft violett färbende Gewebe.

Offenbar haben wir es hier mit der Produktion einer schleimigen Substanz zu tun, welche nachher vom Epithel des Metapodiums, der queren Fussfalte und des Propodiums, soweit dies hinter der Lippendrüse liegt, nach aussen ausgeschieden wird. In welcher Weise dies vor sich geht, wage ich nicht zu entscheiden. Anfänglich ist in diesem Epithel von der tief färbenden Schleimsubstanz keine Spur zu entdecken, wodurch die Abgrenzung desselben gegen das schleimproduzierende Mesenchymzellengewebe um so schärfer ausgeprägt wird. Erst beträchtlich später sehen

wir diese Substanz auch in das Epithel durchdringen, sodass auch dies sehr dunkel gefärbt wird. Weil aber von Zellgrenzen in diesem Stadium auf meinen Schnitten bloss wenig mehr zu verspüren war und auch die dunkelfärbenden Schleimmassen die Deutlichkeit des Bildes beeinträchtigten, war es mir nicht möglich mit Gewissheit zu entscheiden, ob der Schleim zwischen oder aber durch die Epithelzellen hindurch nach aussen abgeschieden wurde.

Ausser dieser schleimartigen Substanz produziert die Fusssohle nun offenbar noch eine andre Substanz, und zwar wird diese von der Lippendrüse ausgeschieden. Ein andres Complex von Mesenchymzellen differenziert sich nämlich ebenfalls zu Drüsenzellen, aber in einer Weise, welche von der soeben beschriebenen erheblich abweicht. Sie schwellen auf und bilden, sich aneinander legend, ein festes und scharfbegrenztes Gefüge sehr grosser Zellen, welches den Raum auffüllt, welcher aufgelassen wird vom oben erwähnten Schleimzellengewebe und der leicht nach hinten umgebogenen Lippendrüse einerseits, und dem Musculus columellaris mit den Pedalganglien andrerseits (Fig. 74, *2* und 77, *2*). Dieser Zellcomplex ist scharf gekennzeichnet durch ihre eigentümliche Färbung und Struktur. Sie macht nämlich auf Schnitten den Eindruck einer hellbraunen bis purpurnen fein-filzigen Masse, nach aussen mit abgerundetem, lappigem Umrisse, im Innern völlig continu, mit den Zellkernen als dunkle Punkte in der filzigen Masse zerstreut. Auch die Zellgrenzen sind — im Gegensatz zum Schleimzellengewebe der Fusssohle, worin von Zellgrenzen nichts zu verspüren fällt — deutlich in der braunfilzigen Masse sichtbar: es seigt sich, dass die Zellen sich bei der Vergrösserung ihres Volums dicht aneinandergeschlossen und sich gegen einander abgeplättet haben zu einem kompakten Gefüge. Diese Masse breitet sich nach allen Seiten so weit sie kann aus, sie umhüllt teilweise die beiden Pedalganglien und die dahinten liegenden kleinen Post- und Infrapedalganglien, welche letzteren völlig darin eingebettet sind. Das Infrapedalganglion könnte man denn auch richtig das Lippendrüsenganglion nennen; es liegt nicht bloss ganz in den Drüsenzellen eingebettet, sondern der Nerv, welcher nachher daraus

entspringt, verläuft durch die Drüsenzellenmasse nach der ektodermalen Lippendrüsenwand.

Die nach vorn gekehrte Epithelwand der ektodermalen Lippendrüseneinstülpung, welche letztere sich indessen ein wenig nach hinten umgebogen hat, liegt jetzt mit seiner ganzen Oberfläche der beschriebenen Zellmasse an (Fig. 74), welche vordringt in das Lippchen, welches von der Lippendrüse vom übrigen Teil des Propodiums abgesondert wird. Und eben in diesem vorderen Abschnitt des Propodiums, tritt im filzähnlichen Zellgewebe wieder eine neue Substanz auf, welche den Eindruck macht einer dichten Anhäufung dunkelbrauner Pigmentkörner (Fig. 74, *3*). Diese Anhäufung findet sich also gegen die nach vorn gerichtete Wand der Lippendrüse und zwar über die ganze Breite des Fusses, in der Mitte am meisten, nach den Seiten weniger, ebenso wie auch die Tiefe der Lippendrüsenriefe nach den Seiten abnimmt. Dicht in der Umgebung der zentralen Anhäufung dieser braunen Körner sieht man auch noch vereinzelte kleineren Anhäufungen in der filzähnlichen Zellenmasse auftreten. Ich glaube annehmen zu müssen, dass in der filzähnlichen Zellmasse ein Sekret produziert wird, welches durch seine fein-faserige Verteilung im Plasma das filzige Gepräge des letzteren verursacht, und welches, intracellulär, nach demjenigen Teil des Zellkomplexes geführt wird, welches gegen die Vorderwand der Fusssohlendrüse liegt. Hier wird es übergeführt in eine andre, körnige Substanz, welche in späteren Entwicklungsstadien, wenn das Schneckchen frei umherkriecht, wieder verschwindet und vielleicht bloss als Reserveanhäufung dient. Die Ausscheidung schliesslich findet statt durch das Epithel der Vorderwand der Lippendrüse. Anfänglich ist dieses Epithel scharf abgegrenzt gegen die dagegen liegende Filzzellmasse, später aber, wenn das Tier ausgeschlüpft ist, breitet sich die filzige Plasmastruktur auch über dieses Epithel aus und setzt sich in die Zellen desselben fort, und zwar zeigen hier die feinen Filzfasern eine Richtung senkrecht zur Oberfläche. Auch weisen die Epithelzellen dann dieselbe Farbennuanz, wodurch sich der Filzzellcomplex von den benachbarten Geweben unterscheidet,

auf. Die Filzzellmasse selbst zeigt dann immer mehr einen lappigen Umriss; die Zellen ballen sich zu abgerundeten „Nestern" zusammen, wie von THIELE (1897) beschrieben wurde, und in den letzteren kann sogar ein mehr wenig deutliches Lumen auftreten. Die Ausführgänge der in dieser Weise gebildeten birnförmigen acinoiden Zellcomplexe lassen sich nicht gut verfolgen, aber die Anordnung der letzteren ist derart, dass sie alle ausstrahlen von der vorderen Lippe des Propodiums, d. h. also vom Vorderwandepithel der Lippendrüse. Diese birnförmige Pseudo-Acini kommen in der Weise zum Stande, dass in den grossen, aufgeschwellten Zellen, woraus sich das Drüsenzellencomplex embryonal zusammensetzt, Kernteilungen stattfinden, welche nicht von Zellteilungen gefolgt werden. Die Kerne ordnen sich gegen die Wand der immer grösser werdenden Zelle und sammeln je einen Teil des Protoplasmas um sich, sodass eine Wandbekleidung von Tochterzellen in der alten Zelle entsteht. In dieser Weise entstehen die „Nester", welche, wie THIELE (1897) aufmerkte, den Bau einer acinösen Drüse vortauschen. Zu leicher Zeit nimmt ein derartiges Bläschen dann eine birnförmige Gestalt an, wobei die Spitze der Birne immer nach der Vorderwand der Lippendrüseneinstülpung gerichtet ist, welche ihr Sekretionsprodukt ausscheidet. Ein eigentlicher Ausführgang schliesst sich an die Spitze der Birne, soweit ich habe entscheiden können, aber nicht an.

Die Hinterwand der Lippendrüse dagegen differenziert sich nicht und geht an seinem Aussenrande ziemlich plötzlich in das viel dunkler gefärbte Fusssohlepithel über, welches, bis an das Operculum, das sich indigo färbende Produkt des an seiner Innenseite befindlichen zuerst beschriebenen Drüsenzellengewebe enthält.

Wir gelangen demnach zum Schlusse, dass von der Fusssohle zweierlei Sekretionsprodukte ausgeschieden werden, welche beide von Mesenchymzellen produziert werden. Unwahrscheinlich achte ich es nun nicht, dass diese Mesenchymzellen entweder ganz oder teilweise von der Einwucherung herstammen, welche vom Epithel der Fusssohle stattfindet im Stadium der Fig. 65. Dass hierdurch, wie Meisenheimer bei *Dreissensia* annimmt, das ganze

System von Bindegewebe- und Muskelfasern des Fusses geliefert wird, trifft bei *Littorina* gewiss nicht zu. Denn die Anlage des Muskels ist in diesem Stadium schon anwesend, und das dichte Muskelgewebe, welches später den Fuss auffüllt, tritt erst postembryonal und, wie wir jetzt sehen werden, in ganz anderer Weise auf. Am Zeitpunkte, wo das Schneckchen aus der Eikapsel schlüpft, hat sich das Muskelgewebe des Fusses noch gar nicht gebildet. Der Raum, im Fusse vom Musculus columellaris und den dagegen liegenden voluminösen Pedalganglien aufgelassen, wird vollständig aufgefüllt von den beiden Gruppen sezernierenden Zellen, wie aus Fig. 74 und 79 hervorgeht. Das Muskelgewebe, welches nachher den grössten Teil des Fusses auffüllt, entstammt nun dem Musculus columellaris. Von hieraus fangen die Muskelzellen an auszuwachsen und einzudringen zwischen die verschiedenen Gruppen Drüsenzellen und die Ganglien. Eine erste Andeutung davon lässt sich schon in Fig. 79 beobachten. In dieser Weise entwickelt sich das dichte Muskelgewebe des Fusses, während die Ganglien und die Fussdrüsen, welche zusammen den Fuss ganz auffüllten, eine verhältnismässig immer geringere Rolle dabei spielen. Betrachtet man einen Längschnitt des Fusses einer erwachsenen Schnecke, so zeigt sich derselbe zum weitaus grössten Teile aufgefüllt vom Muskelgewebe, worin die beiden jetzt verhältnismässig sehr viel kleineren Pedalganglien eingebettet liegen, während die Sohlendrüsen auf eine dünne Schicht unter dem Ektoderm und die Lippendrüsenmasse auf einen kleinen Complex ganz vorn im Fusse beschränkt sind.

VII. Stomodaeum, Zunge und Radula

Zu den Organen, welche sich nach der Gastrulation zuerst anlegen, gehört auch das Stomodaeum. Es entsteht im Anschluss an den stark eingeengten Blastoporus, welcher sich nie vollständig schliest, durch eine anfänglich trichterförmige Einstülpung des Ektoderms. Dass der Blastoporus in dieser Weise zur Schlundpforte wird, ist eine Regel, welche für fast sämtliche untersuchten, ja, m. E. wahrscheinlich für alle Gastropoden gilt. Die Tiere mit

drei Keimblättern, wobei der Blastoporus zum Eingang des Magens wird, wurden von Grobben (1911) als Protostomia zusammengefasst und gegenüber die Deuterostomia gestellt, wobei der Blastoporus zum Anus wird. Mollusken und Würmer gehören zu den Protostomia, die Echinodermen zu den Deuterostomia, während ich (1913) für die Chordaten, von Grobben ebenfalls zu den Deuterostomia gerechnet, im Anschluss an meine neue Vertebratentheorie den Namen Tritostomia vorgeschlagen habe, weil hier weder der Blastoporus (Canalis neurentericus) noch die phylogenetisch zweite Oeffnung des Darmes (Anus) zum Munde wird, sondern eine dritte Oeffnung.

Das Stomodaeum erstreckt sich durch den ganzen Kopffuss, sein Eingang in den Magen fällt zusammen mit der Grenze von Kopffuss und Eingeweidesack, und bleibt hiermit auch später immer zusammenfallen. Die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm lässt sich nämlich anfänglich mit grosser und (Fig. 49) auch später noch mit ziemlich grosser Gewissheit bestimmen. Anfänglich, in der Periode der Anlage, ist die Wand des Stomodaeums von einem gleichartigen, ziemlich kleinzelligen Epithel bekleidet, und lässt sich hierdurch scharf abgrenzen gegen das aus viel grösseren Zellen zusammengesetzte Entoderm. Später, in der Periode der Streckung wird das Epithel des Oesophagus mehr gross- und flach-zellig, im Plasma treten Vacuolen auf, das Plasma färbt sich bleich. Die Grenze zwischen diesem Epithel und dem jenigen des Magens, welches, im Gegensatz zur Leber, allmählich auch niedriger und kleinzelliger wird, lässt sich jetzt nicht mehr so scharf bestimmen, aber bleibt doch wohl höchstwahrscheinlich zusammenfallen mit dem Uebergang des engen Oesophagus in den geräumigeren Magens auf der Grenze von Kopffuss und Eingeweidensack, welche, wie sich zeigen wird, durch eine immer tiefere Einschneidung der Mantelhöhle von einander getrennt werden. Bis soweit reicht auch die dichte Wimperbekleidung des Oesophagus.

Der Querschnitt ist im Stadium der Anlage rund, nachher elliptisch, leicht abgeplättet in dorso-ventraler Richtung, das Epithel ist hoch, wie aus Fig. 57 und 58 hervorgeht. In der

jetzt folgenden Periode scheint das Wachstum mehr auf Streckung als auf Zellvermehrung zu beruhen; unter Vacuolisierung, welche das Plasma sich bleicher färben macht, dehnen sich die Zellen aus. Zu gleicher Zeit bekleiden sie sich mit langen Wimpern. Allein ventral ist eine Stelle, wo die Zellen kleiner bleiben und sich dunkler färben, eine Wucherungszone, wo ein neues Organ sich anlegen wird. Bald tritt hier denn auch eine vom Munde ab gerichtete Ausstülpung auf, welche fast von Anfang an eine Doppelnatur aufweist, während median über dieser doppelten Aussackung sich noch eine dritte Ausbuchtung zeigt als erster Anfang des Auswachsens der Radulatasche. Diese demnach dreifache Ausstülpung ist der erste Schritt zur Bildung der Zunge und der Radula, die beiden unteren Ausstülpungen stellen die Anlage der beiden Zungenfalten dar. Bei *Helix pomatia* tritt nach Foll (1880) die Radula-aussackung schon auf, bevor noch das Stomodaeum sich völlig eingestülpt hat, und mündet demnach anfänglich auf der Oberfläche des Embryos, hinter dem damaligen Munde.

Gegen den Oesophagus hat sich an dieser Stelle und auch ein wenig darüber eine Bekleidung von Mesenchymzellen gelegt, welche im Querschnitt einen fest angedrückten Ring um denselben bilden (Fig. 62). Dieser Ring weist aber auf der Rückenseite eine Lücke auf, hier liegt der Oesophagus hart an die dorsale Körperwand. Gegen diese Bekleidung von Mesenchymzellen liegen ventral auf beiden Seiten die Statocysten (Fig. 62).

Die Radulatasche wächst jetzt in die Richtung des Fusses aus, während jederseits gegen sein keulenförmiges Ende die beiden Statocysten liegen bleiben. Eine dünne Hülle der Mesenchymzellen bleibt erhalten, aber die meisten haufen sich an in den Winkel, gebildet von der Radulatasche und dem Oesophagus, und auf beiden Seiten desselben, wie sowohl aus dem Längsschnitte der Fig. 65 als aus dem Querschnitte der Fig. 68 hervorgeht.

Was nun die beiden unteren Abschnitte der anfänglichen, zusammengesetzten Ausstülpung anbelangt, es zeigt sich, dass sie die unteren Enden zweier Falten, welche auf der ventralen Seite vom Oesophagus nach links und rechts auswachsen, darstellen.

Sie verlaufen auf beiden Seiten der Radula-ausstülpung aufwärts, sind am unteren Ende am tiefsten und werden nach oben immer weniger tief, um hier schliesslich völlig zu verschwinden. Eine richtige Vorstellung ihres Verlaufs bekommt man durch Vergleichung des Querschnitts der Fig. 68 mit demjenigen der Fig. 69. Letzterer zeigt uns die beiden Falten an ihrem unteren Ende, wo sie mächtig entwickelt sind, der erstere dagegen an ihrem oberen Ende, wo sie kaum mehr erkennbar sind. Die dazwischen liegenden Schnitte liefern nun einen allmählichen Uebergang des Bildes der Fig. 68 zu demjenigen der Fig. 69. Diese Falten sind es, welche die Zungenpapille gleichsam aus der ventralen Wand des Stomodäums herausschneiden werden, und dabei selbst die Mundhöhle oder Pharynx bilden.

Der Oesophagus selbst zeigt noch immer die dorsoventrale Abflächung. Die Zellen der dorsalen Wand haben ihren embryonalen Charakter verloren, sie sind gross und, durch Vacuolisierung, bleich geworden, und haben sich mit Flimmerhaaren bekleidet. An der ventralen Wand haben die Zellen über und unter der Zunge eine ähnliche Beschaffenheit. Hart über der Zunge weist die ventrale Wand sogar besonders grosse und bleiche Zellen, mit kräftigen Wimpern bekleidet, auf. Sowohl aus dem Längsschnitte Fig. 65 als aus dem Querschnitte Fig. 67 geht dies hervor. Hieran schliesst sich, vor dem Auftreten der vorderen Fussfalte, die „pedal cell-plate" an. Nach den Seiten hängt dieses Komplex mit den ebenfalls aus solchen grossen Wimperzellen zusammengesetzten Velumlappen zusammen. Von einem postoralen Velum zu reden ist aber zweifellos unrichtig.

An der Stelle wo die Zunge gebildet wird dagegen hat das Epithel sein embryonales Gepräge behalten, die Zellen sind klein und plasmareich, die Kerne liegen dicht gehäuft. Auf den Querschnitten Fig. 68 und 69 tritt der Gegensatz zwischen dem dorsalen und dem ventralen Epithel des Stomodäums deutlich zu Tage. Die Kerne liegen im letzteren viel dichter als im ersteren. Dieses Epithel hat denn auch die Aufgabe, die sich entwicklelende Zunge zu bekleiden. Immer sieht man Wimperbekleidung erst

auftreten auf solchen Zellen, welche ihr embryonales Gepräge verloren haben und durch Vacuolenbildung gross und bleich geworden sind. So tragen auch die Zellen des Fusses in diesem Stadium kein Wimperkleid, mit Ausnahme aber der früher erwähnten medianen Längsreihe grösserer bleicher Zellen, der „pedal cell-plate". Erst später, wenn auch das übrige Epithel sich ausgedehnt hat und die Zellen sich bleicher färben, ihr embryonales Gepräge verloren haben, bekleidet auch die übrige Oberfläche des Fusses sich mit einem dichten Wimperkleide.

Der Oesophagus liegt völlig dorsal, hart gegen die dorsale Körperwand und anfänglich median. Durch die eigentümliche asymmetrische Entwicklung des Entoderms und die dadurch hervorgerufene Lageveränderung des Magens (s. daselbst) findet aber eine Verlagerung des hieran befestigten proximalen Teils des Oesophagus nach links statt. Hierdurch wird denn auch der Abschnitt des Oesophagus zwischen der Mündung der Radula-Ausstülpung und der Mündung in den Magen vom genau medianen Schnitte der Fig. 65 nicht mehr getroffen. Die Ausmündung in den Magen findet überdies nicht auf der dorsalen, sondern auf der ventralen Seite, hart vor dem proximalen Teile des Musculus columellaris, statt. Demnach biegt sich der Oesophagus unterhalb der Einmündung der Radulatasche nach der ventralen Seite um, sodass dieselbe Schnittenserie, welche den Oesophagus nach Fig. 67, 68 und 69 im oberen Abschnitte quer durchschnitt, denselben unterhalb der Radula-aussackung frontal traf, und zwar aus der Medianlinie nach links abweichend, wie aus dem oben Mitgeteilten hervorgeht.

Auf beiden Seiten der keulenförmigen Spitze der Radulatasche und gegen dieselbe liegen in der Basis des Fusses die beiden Statocysten, und gegen diese letzteren im Fusse wieder die beiden Pedalganglien. In Fig. 65 ist der Umriss beider, wie sie auf den angrenzenden Schnitten getroffen wurden, mit einer punktierten Linie angedeutet. Zwischen den beiden Statocysten bleibt bloss ein enger Durchgang, und wenn, wie bald darauf geschieht, die beiden Pedalganglien aufschwellen bis sie sich in der Mitte

berühren, ist der Eintritt zum Fusse völlig verschlossen. Die Radulatasche kann denn auch in diese Richtung nicht weiter auswachsen, und wird genötigt sich ventral umzubiegen (Fig. 70) und in entgegengesetzte Richtung weiter auszuwachsen (Fig. 71), sodass das Ganze jetzt die Gestalt einer Papaverknospe, welche umgebogen am Blütenstengel hängt, erhält.

Mittlerweile hat die Ausscheidung der Radula angefangen. Es war nicht meine Absicht, von der Weise worin dies vor sich geht ein genaues Studium zu machen, um so mehr weil dieses Thema schon von mehreren Untersuchern behandelt wurde. Es sind besonders die Untersuchungen Rössler's (1885), welche uns hierüber aufgeklärt haben. Dieser verfolgte die Entwicklung der Radula bei verschiedenen Pulmonaten, Opisthobranchiern, Prosobranchiern, Cephalopoden und Heteropoden und gelangte dabei zu den folgenden Schlüssen, welche bis heute ihre Gültigkeit behalten haben. Die Zähne der Radula werden bei allen Mollusken von besonderen Zellgruppen am Grunde der Radulatasche gebildet. Bei Pulmonaten und Opisthobranchiern finden wir eine geringe Zahl Odontoblasten, welche sich durch ihre Grösse deutlich vor den angrenzenden Zellen auszeichnen. Vier oder fünf hinter einander liegenden Zellen produzieren auf ihrer gemeinsamen, gewölbten Oberfläche zusammen einen Zahn, und eine, welche davor liegt, die Basalmembran, worauf die Reihen Zähne sitzen. Unter dieser Basalmembran wird vom basalen Epithel der Radulascheide noch eine subraduläre Membran ausgeschieden. Bei Prosobranchiern, Hetero- und Cephalopoden dagegen unterscheiden sich die Odontoblasten durch ihre Grösse nicht von den angrenzenden Zellen, sie sind viel kleiner und zahlreicher als bei den zuerstgenannten Gruppen. Mit dem Wachstum des Tieres werden auch die Zähne der Radula immer grösser. Im Gegensatz zu Sharp, Rücker und anderen nimmt Rössler an, dass dieselbe Odontoblastengruppe nach einander sämtliche Zahnreihen der Radula produziert. Diese letzte Meinung wird von späteren Untersuchern (Block 1896) nicht geteilt. Am wahrscheinlichsten scheint mir wohl die Meinung Rottmann's (1901), der die Radulaentwicklung der Cephalopoden

verfolgte. Nach ihm erzeugt jede Odontoblastengruppe bloss einen einzigen Zahn, und wird dann von einer neuen Gruppe ersetzt. Die alten Odontoblasten werden mit den Zähnen aufgeschoben und verändern sich dabei in die niedrigen Zellen des basalen Epithels. Die Cephalopoden liefern ein besonders geeignetes Material für eine derartige Untersuchung. Die Bildung der Radulatasche und der Radula zeigt möglichst grosse Uebereinstimmung mit derjenigen der Gastropoden, aber die Zähne sind von Anfang an besonders kräftig.

Mit den von Rössler, Block und Rottmann gegebenen Abbildungen stimmt nun die Fig. 71 völlig überein. Ebensowenig wie bei anderen Prosobranchiern ist bei *Littorina* von einer starken Differenzierung der Odontoblasten die Rede. Dass das basale Epithel bei der allerfrühesten Anlage keine Rolle spielt, geht aufs deutlichste hervor aus der Tatsache, dass das Ende oder besser der Anfang der Radula gar nicht mit diesem Epithel in Berührung ist, indem im keulenförmigen Ende der Radulatasche sich eine Höhlung befindet, wo das dorsale und das ventrale Epithel sich von einander entfernen. In Rottmann's Abbildungen der embryonalen Radulatasche der Cephalopoden, welche übrigens völlig mit *Littorina* übereinstimmen, fehlt diese Höhlung gänzlich und auch bei den von Rössler untersuchten Formen war sie bloss ganz klein oder fehlte. Wir sehen nun die Radula, längs des dorsalen Epithels verlaufend und mit ihren Zähnchen gleichsam darin festgehakt, sich bis in diese Höhlung fortsetzen. Kurz vor dem Ende zeigt das dorsale Epithel eine ausserordentliche Mächtigkeit, während gleich dahinten die Höhe eben stark herabsinkt. Ein Querschnitt lehrt uns, dass die grosse Mächtigkeit des zuerstgenannten Abschnittes sich bloss auf einen medianen Kamm beschränkt, worauf die Radula liegt, während auf beiden Seiten desselben das Epithel plötzlich viel niedriger wird, sodass der Querschnitt des Lumens ungefehr die Gestalt eines Halbmondes hat (Fig. 73). Der Querschnitt der Radula ist eine gebogene Linie, convex nach dem Lumen. Der Kamm, worauf die Radula liegt und den wir demnach der Kürze wegen Radulakamm nennen

könnten, setzt sich ohne scharfe Grenze fort in das Dachepithel der Radulatasche, welche auch noch immer dieselbe gebogene Oberfläche aufweist und in dem Teile der Radulatasche den wir als Stiel bezeichnen können noch lange beträchtlich höher als das basale Epithel bleibt. In Fig. 73 ist sowohl die Knospe (unten) als der Stiel (oben) der Radulatasche quer getroffen.

Nach der äusseren Spitze des Radulakammes, wo die Radula zu Ende läuft, folgt eine starke Höhenabnahme des Epithels (Fig. 71), eine Einsenkung, wo die Radula nicht mehr dem Epithel anliegt. Hinter dieser Einsenkung, wo die Radula eben wieder das Epithel berührt aber zu gleicher Zeit endet, folgt wieder eine geringe Zunahme der Höhe, und hier ist es, dass wir die odontogenen Zellen zu suchen haben. Bei den von RÖSSLER untersuchten Pulmonaten und Opisthobranchiern nämlich, wo die Odontoblasten durch ihre abweichende Grösse erkennbar sind, finden wir dieselbe starke Verdickung des dorsalen Epithels, dieselbe Einsenkung dahinten, und hierauf folgt die Odontoblastengruppe. Nun ist in Fig. 71 die Entfernung zwischen der Spitze der Radula, welche noch eben die Odontoblasten erreicht, und dem letzten Zähnchen grösser als die Entfernung zweier Zähnchen der weiteren Radula, sodass wir erwarten würden, hier noch ein Zähnchen zu finden. Die Ursache des Fehlens dieses Zähnchens soll wahrscheinlich in der Erfahrung ROTMANNS gesucht werden, dass bei Anwendung der gewöhnlichen Färbungsmethoden die allerjüngsten Teile der Radula absolut keinen Farbstoff aufnehmen, sodass er sich nach anderen Methoden umsehen musste um hier eine deutliche Differenzierung zu erhalten, wozu Bismarckbraun sich besonders geeignet erwies.

Die Gestalt der Radulazähnchen im Längsschnitt stimmt genau überein mit der von RÖSSLER für *Littorina littorea* gegebenen Abbildung. Sie haben die Gestalt eines Fleischhakens, dessen Spitze gleichsam in das dorsale Epithel dringt, während der andere Arm parallel der Radula verläuft. Die Regel, dass die Oberfläche der Odontoblasten eine derartige Gestalt hat, dass die Zähne gleichsam den Abguss derselben vorstellen, bewährt sich auch hier:

die Odontoblasten enden im Längsschnitt in eine ziemlich scharfe Spitze, sodass ein darauf ausgeschiedenes Chitinkäppchen tatsächlich ein typisches Radulazähnchen darstellt.

Im Radulakamm stimmt die Entfernung zweier Radulazähnchen anfangs genau mit der Breite einer Zelle überein, sodass die Zähnchen jedesmal auf der Grenze zweier Zellen in den Kamm haken (Fig. 71). Dies ist noch der Fall, wenn das Schneckchen aus der Eikapsel ausschlüpft. Bei älteren Exemplaren dagegen, wo die Zähne beträchtlich grösser und die Zellen bedeutend kleiner werden, ist dies nicht mehr der Fall, sondern entfallen viele Zellen auf je zwei Zähnchen, wie das denn auch von früheren Untersuchern dargestellt wird.

Die Radulatasche wächst bei *Littorina* zu besonders grosser Länge aus, ebenso wie das bei *Turbo* und *Patella* der Fall ist, und muss sich dabei zwischen die übrigen Organe in der primären Leibeshöhle hindurch zwängen. Das keulenförmige Ende wandert dabei hinterwärts unter die Pleuralganglien hindurch und über den Musculus columellaris. Dabei weicht es aus der medianen Lage ab und zwar nach rechts, während links der Oesophagus liegt. Darauf stösst es auf die sehr tiefe Einschneidung der Mantelhöhe auf der dorsalen Seite, welche das ganze Tier fast in zwei Hälften zerlegt (Fig. 77). Die beiden Hälften, der Kopffuss und der Eingeweidesack, hängen nur noch durch ein sehr enges Verbindungsstück zusammen, durch das allein der Musculus columellaris, am kräftigsten auf der rechten Seite entwickelt, und der Oesophagus, auf der linken Seite, passieren. Die Radulatasche ist beim weiteren Auswachsen jetzt wohl genötigt, sich an der dorsalen Körperwand zu einer Spirale zusammenzurollen. Diese Spirale, mit dem keulenförmigen Ende im Zentrum, finden wir denn auch auf der rechten Seite, neben dem Oesophagus, welcher auf der linken Seite verläuft. Die Aufrollungsfläche der Spirale ist parallel der dorsalen Körperwand, sodass ein Längsschnitt durch den Embryo sie quer trifft. In Fig. 77 wird z. B. nicht bloss das keulenformige Ende, sondern auch zweimal der Stiel der Radulatasche quer getroffen.

Bei Embryonen, welche im Begriffe sind auszuschlüpfen, ist diese Spirale schon vorhanden und zählt etwa eine Windung. Wenn das Schneckchen die Eikapsel verlässt, hat die Radula also schon eine beträchtliche Länge. Vielleicht benutzt es die Radula um sich eine Oeffnung in der Eikapsel zu machen, um frei zu kommen. So bald das Tierchen ausgeschlüpft ist, fängt es an am *Fucus* zu raspeln, wie aus dem Umstande hervorgeht, dass bei Schneckchen, welche höchstens erst einen Tag alt sind, der Enddarm schon mit Kotkügelchen gefüllt ist.

Im Stadium der Fig. 71 hat sich inzwischen die eigentliche Zunge ausgebildet, eine Papille, auf deren Oberfläche die Radulatasche ausmündet, und dessen Inhalt aus einer Muskelmasse und den beiden sich darin befindenden Zungenknorpeln besteht. In Fig. 65 und 68 finden wir die Anlage dieses Komplexes in der Gestalt einer dichten Anhäufung von Mesodermzellen vorhanden, an welchen noch keine Differenzierung zu erkennen ist. Diese Anhäufung von Mesodermzellen sitzt in der Mitte gleichsam zwischen dem Oesophagus und der Radulatasche eingeklemmt und wird nach den beiden Seiten beträchtlich umfangreicher. Die beiden Zungenfalten werden jederseits von den Mesodermzellen umwachsen. Die Zungenfalten, deren erstes Auftreten in Fig. 68 und 69 sich beobachten liess, wachsen jetzt nach links und rechts weiter aus. In dieser Weise entsteht eine zweiflüglige ventrale Aussackung des Oesophagus, welche die Mundhöhle oder Pharynx darstellt und deren ventrales Epithel die Zunge bekleidet, welche von den beiden Falten herausgeschnitten wird und welche sich jetzt in die Mundhöhle vorwölbt. Diese Zungenpapille wird nicht bloss auf den beiden Seiten, sondern auch unten (Orientierung wie in Fig. 70) von dieser Faltenbildung begrenzt. Der Mundhöhle liegt dorsal der Oesophagus an und steht über eine Strecke ihres Verlaufs mit derselben in offener Verbindung (Fig. 75). Mit demjenigen Teil der Mundhöhle, welcher sich unter der Zunge befindet, ist dies aber nicht der Fall, obgleich auch hier der Oesophagus, welcher sich hier, wie erwähnt, nach der ventralen Seite umbiegt, derselben entlang verläuft.

In dieser Weise ist durch eine ringförmige Falte eine stumpf kegelförmige Papille gleichsam herausgeschnitten. Auf dieser Papille, der Zunge, mündet die Radulatasche. Die Ringfalte selbst stellt die Mundhöhle oder Pharynx dar, welche also als eine ventrale Aussackung des Oesophagus zu betrachten ist.

Schreiten wir jetzt zur Betrachtung des Innern der Zungenpapillen, der beiden Zungenknorpel und des umhüllenden Muskelmantels. Im erwachsenen Zustande liegen die Zungenknorpel als zwei flache Stückchen innerhalb der Muskelhülle, dicht unter dem Epithel der Zunge und parallel mit demselben. Der Querschnitt (Fig. 75) zeigt, dass sie nach der Aussenseite dicker werden und hier mit einer abgerundeten Kante enden, nach der Innenseite dagegen, wo sie einander berühren, in eine sehr scharfe Kante auslaufen. Mit dieser scharfen Kante schieben sie sich in der Medianlinie, zwischen Radulatasche und Zungenepithel, eine kleine Strecke über und längs einander.

In verschiedenen Hinsichten zeigt die Konsistenz dieser Stutzkörperchen Uebereinstimmung mit dem Knorpel der Vertebraten. Dennoch verdient diese Substanz keineswegs den Namen Knorpel im üblichen Sinne. Vielmehr weist sie im mikroskopischen Baue eine grosse Aehnlichkeit mit dem Gewebe der Chorda dorsalis der Vertebraten auf. Auch hier grosse, blasige Zellen mit einer dünnhäutigen Wand, zu Vielecken gegen einander abgeflächt und so ein Gewebe bildend, welches grosse Aehnlichkeit darbietet mit einem Pflanzenparenchym. Durch starke Vakuolenbildung ist das Protoplasma bis auf unbeträchtliche Reste verdrängt, und in diesen letzteren, gewöhnlich gegen die Wand gelagert, findet sich der Kern. Nach der Peripherie sind die Zellen in der Regel etwas kleiner und verhältnismässig plasmareicher als im Zentrum, und besonders auch nach der scharfen Kante, welche jedes Stückchen nach der Mitte hat, ist dies der Fall.

Schaffer (1903) unterscheidet im blasig-zelligen Stützgewebe zwei Haupttypen: den chordoiden und den chondroiden Typus.

Zum ersteren Typus, wo keine Interzellularsubstanz sich findet, sind die Zungenstützkörperchen von *Littorina* zu zählen. Wichtig

ist diese Gruppe, weil zu ihr auch das Gewebe der Chorda dorsalis der Vertebraten gehört, ein Organ, über dessen Natur und Ursprung soviel gestritten ist und soviele verschiedene Meinungen verkündet sind. Nachdem schon Lwoff (1893) auf die Uebereinstimmung, welche ein bei gewissen Anneliden beschriebenes blasig-zelliges Stützorgan das oberhalb dem Bauchstrange liegt, mit dem Chordagewebe darbietet, hingewiesen hatte, gelangt jetzt Schaffer (1910), der ein spezielles Studium der verschiedenen Arten von Knorpel und knorpelartigem Bindegewebe gemacht hat, zum Schlusse: „dass das (Chorda-)Gewebe nur eine Form einer im Tierreich weitverbreiteten Art von Stützgewebe ist, welche man als blasiges Stützgewebe vom chordoiden Typus bezeichnen kann".

Ueber die Bedeutung und den Ursprung der Chorda dorsalis wird also möglicherweise das Studium der Entwicklung von Organen mit ähnlicher Struktur bei den Evertebraten uns einige Auskunft geben können.

Auch in der Entwicklung weist nun das Gewebe der Zungenknorpel eine gewisse Uebereinstimmung mit demjenigen der Chorda auf. In der dichten, noch undifferenzierten Mesodermzellenanhäufung lassen sich begreiflicherweise Zellgrenzen schwerlich unterscheiden. Aber schon im Stadium der Fig. 68 zeigen die Kerne dennoch eine deutliche Regelmässigkeit in ihrer Anordnung. Offenbar stehen die Zellen mit ihrer Längsachse senkrecht zum Epithel der Zunge und strahlen so gleichsam ringsum von demselben aus. Schon ist eine Umgrenzung derjenigen Zellen sichtbar, welche später die Zungenknorpel liefern werden. Diese Zellen liegen hart unter dem Epithel der Zunge und bilden im Querschnitt ein breites Band über der ganzen Breite. Median, zwischen der Radulatasche und dem Zungenepithel, ist dieses Band am schmälsten, nach den Seiten hin verbreitet es sich dagegen stark (Fig. 68) Weitaus der grösste Teil der jetzt vorhandenen Mesenchymzellen beteiligt sich an der Bildung der Zungenknorpel. Ausserhalb derselben finden sich diejenigen Zellen, welche sich an der Bildung der Muskeln der Zunge beteiligen werden, aber ihre Zahl ist so gering, dass wir wohl annehmen müssen, dass eine

ergänzende Zufuhr von aussen erforderlich sein wird, um den ziemlich mächtigen Muskelkomplex entstehen zu lassen. Wir werden denn auch sehen, dass dem tatsächlich so ist.

Wenn nun die Anlage der beiden Zungenknorpel sich scharf abgegrenzt hat (Fig. 72) sehen wir, dass sie anfänglich bloss aus einer einzigen Zellenlage zusammengesetzt sind, deren Grenzen jetzt deutlich zutage treten. Diese Zellen sind alle hoch-zylindrisch, und als ein Zylinderepithel gleichmässiger Mächtigkeit angeordnet. Die Kerne sind ebenfalls länglich, elliptisch, und liegen mit ihrer Längsachse in der Richtung des längsten Durchmessers der Zellen, also senkrecht zur Ebene des scheinbaren Epithels, welches die letzteren bilden. Die Vacuolenbildung hat schon angefangen, das Plasma färbt sich nunmehr wenig und dies macht die Abgrenzung gegen die Muskelzellen, welche auf der Aussenseite angelehnt liegen, um so deutlicher. Im Querschnitt sehen wir also diese Reihe hoher, rechtwinkliger, bleicher Zellen sich unter dem Zungenepithel über die ganze Breite erstrecken, und dieses Bild erinnert unwillkürlich an dasjenige, welches ein Längsschnitt der Chorda dorsalis der Chordaten im sog. Geldrollenstadium darbietet, wenn die Chorda noch aus einer einzigen Reihe scheibenförmiger Zellen besteht, oder aber des anfangs als knorpelartig betrachteten Skelettes der Mundcirren von *Amphioxus*. Zwar ist die Uebereinstimmung keineswegs eine vollständige; in den beiden letzteren Fällen habe ja die Zellen die Gestalt von Geldrollen, in unserem Fall dagegen von Säulen. Die Uebereinstimmung beschränkt sich also hierauf, dass in beiden Fällen diejenigen Wände, mittels welchen die Zellen an einander grenzen, senkrecht auf denjenigen stehen, welche die Oberfläche des Organs bilden, (wie aber auch in jedem Epithel der Fall ist) und weiter, dass in einem Organ, welches doch keine epitheliale, sondern eine parenchymatöse Natur hat, die Zellen sich bei der ersten Anlage derart anordnen, dass die Dicke des Organs in einem Falle in zwei Richtungen, im anderen in einer Richtung bloss eine Zelle beträgt. Der Unterschied lässt sich indessen etwa aus der verschiedenen Gestalt der stabförmigen Chorda und der platten Zungenknorpel erklären.

Immerhin bleibt es eine bemerkenswerte Tatsache, dass die Zungenknorpel, deren Bau im erwachsenen Zustande so grosse Uebereinstimmung aufweist mit dem Chordagewebe, auch in ihrer Entwicklung eine gewisse Aehnlichkeit mit der Chorda dorsalis darbieten.

Die weitere Entwicklung geht jetzt in der Weise vor sich, dass die säulenförmigen, rechtwinkligen Zellen sich zu teilen anfangen, und zwar erfolgt die erste Teilung derart, dass die Spindel in der Richtung der Längsachse der Zellen liegt und also die Teilungsebene senkrecht darauf steht. Folglich beträgt die Dicke der Stützkörperchen jetzt zwei Zellen und es ist dieser Zustand, welchen wir bei Schneckchen finden, welche im Begriffe sind, die Eikapsel zu verlassen (Fig. 77). Wären alle diese Teilungen genau äqual, so würden die Teilungswände, parallel der platten Oberfläche der Stützkörper, alle genau in einer Ebene liegen. Das ist nun nicht völlig der Fall; die eine Teilungswand liegt ein wenig näher bei der einen, die andre ein wenig näher bei der andren Oberfläche, aber gross ist der Unterschied nicht, wie aus Fig. 77 hervorgeht. Allein nach der medianen Seite, wo sie dünner werden und in einen scharfen Rand auslaufen, sind die Stückchen auch jetzt noch bloss eine Zelle dick.

Weitere Teilungen folgen jetzt und bald sind die Stützkörperchen viele Zellen dick. Weil die Teilungen offenbar in der Regel senkrecht zur vorhergehenden stattfinden, bleibt es noch längere Zeit mehr oder weniger deutlich bemerkbar, dass die Zellgrenzen entweder senkrecht zu der Abflächungsebene der Stützkörper stehen oder parallel derselben und einander demnach rechtwinklig schneiden. Allmählich aber verschwindet diese Regelmässigkeit in der Anordnung der Zellen. Auch ist oft an Gruppen von Zellen noch sichtbar, dass sie einer gemeinsamen Mutterzelle entstammen, nämlich an der etwas dickeren Umwandung des Komplexes. Aus dem vorhergehenden geht zu gleicher Zeit hervor, dass sowohl die Zellen im Zentrum als diejenigen, welche mehr nach dem Rande liegen, sich vermehren. Teilungsstadien habe ich indessen nicht beobachtet. Die Abflachung der Stützkörper nimmt im späteren Leben ab, sie werden verhaltnismässig dicker und verlieren nach und nach ihre eigentümliche Gestalt.

Bei der erwachsenen *Littorina* liegen links und rechts ausserhalb der beiden soeben besprochenen Zungenknorpeln noch ein Paar kleinere derartige Stückchen, bisweilen mehr oder weniger zusammenhängend mit den beiden mittleren grossen. Diese Stückchen entwickeln sich erst viel später, im Laufe des freien Lebens der Schnecken, und in einer Weise, welche stark abweicht von der Entwicklung der inneren Teile. Dennoch stimmt ihre Struktur vollständig mit derjenigen der letzteren überein. Um ihre Entwicklung zu verfolgen, müssen wir aber zuerst einen Blick werfen auf das Muskelsystem der Zunge.

Der Bau desselben ist wohl am deutlichsten bei Schneckchen, welche im Begriffe sind die Eikapsel zu verlassen, und weist eine auffallende Regelmässigkeit auf, während auch die Gestalt und Anordnung der Muskelfasern sich unterscheiden vom Musculus columellaris. Letzterer nämlich besteht aus Muskelzellen, welche sich in die Länge gestreckt haben, und nach beiden Seiten in eine Spitze auslaufen, während im dicksten Abschnitt der elliptische Kern sich findet. Die Anordnung dieser Zellen weist keine andere Regelmassigkeit auf, als dass sie alle mit ihrer Längsachse in derselben Richtung liegen.

Sehr regelmässig dagegen ist die Anordnung der Muskelzellen in der Zunge. Wir finden hier verschiedene Systeme paralleler Muskelfaserzellen, welche alle nahezu gleich lang sind und sich von einer gemeinschaftlichen Anheftungsfläche zu einer anderen erstrecken. Jedes Muskelzellensystem ist nämlich bloss entweder eine oder zwei Muskelzellen lang. Im letzteren Falle schieben sich aber die Fasern nicht, wie im Retraktor, mit ihren verjüngten Enden längs und zwischen einander und sind sie in dieser Weise aneinander befestigt. Wir finden, dass in diesem Falle die Muskelzellen eine etwas andere Gestalt haben. Der dickere Abschnitt mit dem Kerne liegt nämlich nicht in der Mitte, sondern an einem Ende, welches denn auch nicht schmal, sondern stumpf ist. Mit diesen abgerundeten Enden liegen in der Mitte nun die beiden Muskelzellengruppen, aus welchen ein derartiger Muskel zusammengesetzt ist, gegen einander. Aus einem derartigen System besteht z. B. jeder der Muskelknoten, welche hinten den beiden Zungen-

knorpeln anliegen und zwischen welchen beiden hindurch der Radulastiel seinen Weg findet.

Wie aus dem Längsschnitte (Fig. 72, 77) hervorgeht, setzt sich jeder dieser Knoten aus zwei Systemen von Muskelzellen zusammen, welche in einer queren Ebene, welche diese Knoten nahezu halbiert, alle mit ihren dickeren, kernhaltigen Enden an einander liegen. Zuweilen auch liegen auf dieser Grenzfläche einzelne zerstreute, ein wenig abgeflachte Bindegewebszellen, an die sich die Muskeln auf beiden Seiten dann anheften (Fig. 77).

Ein zweites, weniger kräftiges System von Muskelfasern umschliesst die Mundhöhle oder den Pharynx und liegt vor den beiden Zungenknorpeln. Es lässt sich am besten an Querschnitten studieren, wie in Fig. 75. An der Mundhöhle, welche die Zunge umgiebt, können wir zwei Abschnitte unterscheiden. Der vordere Abschnitt begrenzt die Vorderseite der Zunge, an welcher die Zungenknorpel liegen. Der Oesophagus steht mit diesem Abschnitt über die ganze Länge in offener Verbindung. Der andere Abschnitt begrenzt die Unterfläche der Zunge und bildet mit dem ersteren einen Winkel von etwas weniger als 90°. Der Oesophagus, der sich hier, wie früher erwähnt, ebenfalls in ventraler Richtung umgebogen hat, läuft daneben, steht aber mit diesem Abschnitt nicht mehr in Verbindung. In diesen Teil mündet die Radulatasche, welche nach ihrer Mündung in eine Art Rinne in der Zungenoberfläche übergeht, indem das Dachepithel daselbst aufgehört hat. Beide Abschnitte werden in Fig. 75 getroffen.

Oben sehen wir denjenigen Abschnitt, welcher mit dem Oesophagus in offener Verbindung steht. Der Oesophagus, der hier nahe dem Munde getroffen ist, hat seine dorsoventral abgeplattete Gestalt verloren und bildet noch bloss einen medianen Spalt in der Vorderwand des Pharynx. Unten ist der hintere Abschnitt der Mundhöhle quer getroffen, welcher einen nahezu rechten Winkel mit dem vorderen Abschnitte bildet. Die Radulatasche hat sich hier schon in eine Rinne verwandelt.

Zwischen diesen beiden Durchschnitten der Mundhöhle ist nun die eigentliche Zunge quer getroffen. Verfolgen wir die Serie

nach der Spitze der Zunge, so vereinigen sich schliesslich die beiden Querschnitte der Mundhöhle links und rechts zu einer Ringfalte. Nicht vollkommen quer sind auf dem abgebildeten Schnitte die beiden Zungenknorpel getroffen, weshalb sie denn auch dicker scheinen als in der Wirklichkeit der Fall ist: wie schon erwähnt wurde, beträgt die Dicke in diesem Stadium bloss zwei Zellen. Auf der Hinter- und Aussenseite werden die Knorpelstückchen von einem dicken Muskelmantel umhüllt, welcher oben beschrieben wurde (*3*, *4*).

Bloss der vordere Abschnitt der Zunge wird nun von Muskeln umgeben, und zwar lassen sich hier drei Systeme unterscheiden. Erstens ein unpaares, ventrales System, aus Muskelfasern zusammengesetzt, welche der Zungenoberfläche parallel laufen und zwar in querer Richtung (*2*). Der „Körper" dieser Muskelzellen, der dickere Abschnitt, in welchem sich der Kern findet, liegt in diesem Falle in der Mitte, während die Fasern nach beiden Enden dünn auslaufen. Dieses System ist bloss etwa drei Muskelfasern dick. Die beiden dorsalen Systeme (*1*) bilden zusammen ein Paar, symmetrisch zur Medianlinie gelegen. Ebenso wie das ventrale System sind sie nur drei oder vier Zellen dick. Der Körper der Muskelzellen, mit dem Kerne, ist dem einen Ende näher als dem anderen, verjüngt auslaufenden, gelagert. Mit diesem ersteren Ende nun sind die Fasern an den beiden Seitenkanten des Oesophagus angeheftet. Nach links und rechts laufen sie dann in Querrichtung und der dorsalen Wand der Mundhöhle entlang und biegen sich um die Aussenseite der letzteren ventral herum.

Auf der Aussenseite jedes Zungenknorpelstückchens findet nun eine Anheftung des zuletzt geschilderten peripharyngealen Muskelfasersystems (*1*, *2*) an die Enden derjenigen Muskelfasern statt, welche die beiden Muskelknoten hinter den beiden Stützkörperchen zusammensetzen und zwar in derselben Weise wie die beiden Muskelzellensysteme, aus welchen jeder derselben zusammengesetzt ist (*3*, *4*), in der Mitte hinter jedem Zungenknorpel sich an einander heften (Fig. 72). Allein liegen in diesem Falle nicht die dickeren, kernhaltigen Enden aneinander, sondern eben die verjüngten Enden.

Und ebenso wie im ersteren Falle zwischen den aneinanderliegenden, stumpfen Enden sich zerstreute Bindegewebszellen fanden, so liegen auch hier auf der Grenzlinie derartige Zellen, aber regelmässig und zahlreicher. Sie bilden hier eine Grenzschicht sich erstreckend von den beiden Knorpelstückchen bis zur Aussenseite der Muskelmasse (*t. kr. II*). Auf der einen Seite heften sich hieran die Muskelfasern des oberen der beiden Systeme, aus welchen sich jeder der Muskelknoten hinter den Zungenknorpeln zusammensetzt (*3*). Diese biegen sich links und rechts um die Stützkörper nach vorn. Auf der anderen Seite heften sich daran sowohl die dorsalen als die ventralen Muskelfasern des peripharyngealen Muskelsystems (*1*, *2*). Und von all diesen Muskelzellen sind es also die verjüngten, nicht kernhaltigen Enden, welche sich an diese dünne Grenzschicht auf den beiden Seiten befestigen. Aus dieser Grenzschicht von anfangs abgeplatteten Bindegewebszellen ist es, dass sich die äusseren, kleineren Zungenknorpel entwicklen.

Es frägt sich jetzt, woher diese Zellen stammen und was ihre Bedeutung ist. Anfänglich sind die beiden mittleren Stützkörper der Zunge zusammen ebenso breit wie die anliegende Muskelmasse, aber schon bald werden sie von der Muskelmasse auf beiden Seiten umwachsen und vereinigen sich die Enden der Muskelzellen des proximalen und distalen Systems. Nun finden sich an der Aussenseite des letzteren Systems zerstreut stark abgeflächte Kerne als Andeutung einer äusserst dünnen und vielleicht auch nicht vollständigen Hülle von Bindegewebszellen. Auf der Grenze des peripharyngealen Muskelsystems setzt sich diese Umhüllung nun nach innen fort in die oben geschilderte Grenzlage, welche sich nach innen wieder an die Zungenknorpel anheftet, sodass letztere gleichsam einen Abschnitt darstellen einer Bindegewebshülle um das ganze Muskelfasersystem hinter den Stützkörperchen. Vielleicht sind die letzteren phylogenetisch daraus abzuleiten.

Offenbar sind die Zellen der Grenzlage, aus welchen sich die beiden sekundären Zungenstützkörperchen entwicklen werden, als Teile der Bindegewebshülle zu betrachten, welche zwischen die

Enden der Muskelfasern geraten sind. Man findet übrigens an mehreren Stellen derartige Bindegewebszellen an Anheftungsstellen der Muskelfasern an einander oder an das Epithel, so z. B. in Fig. 75 an der Stelle, wo die beiden dorsalen Muskelfaserbündel sich links und rechts an den Oesophagus befestigen, und, wie ich schon erwähnte, in der Ebene, wo die beiden Muskelfasersysteme, aus welchen sich jede der Muskelmassen hinter den Zungenknorpeln zusammensetzt, sich mit ihren dickeren Enden an einander lagern (Fig. 77).

Langsam und allmählich entwicklen sich aus den geschilderten Bindegewebszellen zwischen den Enden der Muskelzellen die beiden äusseren Zungenknorpel, in einer Weise, welche stark abweicht von der Entwicklung der inneren. Im Stadium der Fig. 77 wenn das Schneckchen im Begriffe ist, aus der Eihülle zu schlüpfen, ist die Schicht eine Zelle dick und die Zellen sind leicht abgeflacht in einer Richtung senkrecht zu derjenigen der Muskelfasern, welche sich daran heften. Sie fangen übrigens schon an einigermassen den blasigen Charakter zu zeigen, das Plasma färbt sich wenig, sodass offenbar schon Vakuolenbildung eingetreten ist. In einem etwas späteren Stadium finden wir die Schicht hie und da zwei, oder sogar drei Zellen dick. Die Gestalt ist aber unregelmässig, es ist mehr eine Anhäufung oder Wucherung von Zellen als ein scharf begrenztes Organ. Allmählich nimmt die Dicke zu und bekommt das Ganze eine bestimmtere Form mit abgerundeter Oberfläche. Die beiden sich so entwickelnden Teile hängen mittels einer engen Verbindung mit den mittleren, primären zusammen. Das Gewebe beider stimmt überein und geht an der Berührungsstelle ohne Grenze in einander über. Nur sind die Zellen im sekundären Knorpelstückchen anfänglich ein wenig kleiner als im primären. Ich wage es nicht mit Bestimmtheit anzugeben, ob bei geschlechtsreifen Tieren noch Zusammenhang zwischen den beiden Stützkörpern jeder Seite vorhanden ist.

Wir sehen also, dass die Entwicklungsweisen der primären und der sekundären Stützkörperchen der Zunge beträchtliche Unterschiede aufweisen. Die letzteren entwicklen sich viel später,

während des freien Lebens der Tiere, und funktionieren vom Anfang an, ja man bekommt den Eindruck, dass sie erst unter dem Einfluss dieser Funktion entstehen. Von einem Stadium, welches einige Aehnlichkeit mit dem Geldrollenstadium der Chorda dorsalis aufweist, wie oben geschildert, ist hier nicht die Rede. Ein derartiges Stadium lässt sich übrigens allein erwarten bei Organen, welche sehr früh auftreten und wo die Zellen, wenn die definitive Gestalt schon angenommen wird, noch gross sind, sodass eine einfache, regelmässige Anordnung entsteht. Derartige Organe können sich in der Regel eines hohen phylogenetischen Alters rühmen, sie haben eine gewisse Selbständigkeit erlangt, entstehen unabhängig von den Reizen, welche sie ursprünglich vorhergerufen haben und fangen bei ihrem Auftreten denn auch oft nicht sofort ihre Funktion an. Eine deutlichere Sprache bezüglich ihres Ursprungs reden indessen phylogenetisch jüngere Organe, welche wir auch jetzt noch auftreten sehen unter dem direkten Einfluss des Reizes. In dieser Hinsicht können uns die äusseren Stützkörperchen denn auch offenbar mehr lehren als die inneren.

Offenbar sind ja diese Stückchen phylogenetisch zurückzuführen auf eine Anhäufung oder Wucherung der Bindegewebszellen, welche sich, wie Loisel (1893) zuerst bemerkte, auch anderswo überall zwischen den Muskelzellen finden. In ähnlicher Weise wie die beiden äusseren Zungenknorpel entstehen auch an anderen Stellen derartige Knorpelstückchen im postembryonalen Leben, namentlich an der Radulascheide. Wenn wir aber einen derartigen Ursprung für die beiden äusseren Stützkörperchen so deutlich angezeigt sehen, können wir auch keinen anderen Ursprung für die beiden mittleren oder Hauptknorpelstückchen annehmen, wenn auch die Ontogenie hier eine viel weniger deutliche Sprache redet. Und diese letzteren bilden wieder einen Uebergang zur Chorda dorsalis der Vertebraten, welche also, ebenso wie das bei Vertebraten auch an anderen Stellen sich findende blasig-zellige Stützgewebe, phylogenetisch auf Bindegewebszellen zwischen den Muskeln zurückzuführen wäre. Wir gelangen also zum Schlusse, dass die histolo-

gische Betrachtung der Chorda dorsalis beim Nachspüren der phylogenetischen Bedeutung dieses Organs uns nützlicher ist als die morphologische oder ontogenetische. Denn die leztere vermag uns wegen der grossen Selbständigkeit, welche die Chorda in ihrer Entwicklung aufweist, schon ebenso wenig Aufklärung über diesen Punkt zu geben als die beiden mittleren Zungenstützkörperchen, und der morphologischen Betrachtung ist offenbar kein grosser Wert beizulegen, weil derartiges blasig-zelliges Stützgewebe auftritt wo es nötig ist und in der Gestalt, welche unter den gegebenen Umständen am meisten dem Zwecke entspricht. Dass demnach die Chorda dorsalis zum Mesoderm zu rechnen wäre, ist eine Tatsache, welche mit den Ergebnissen der Embryologie recht gut in Einklang steht.

Wir machten schon die Bemerkung, dass der grösste Teil des in Fig. 68 dem Oesophagus angelegenen Mesodermzellenmaterials für die Bildung der Zungenstützkörperchen verwendet wird und dass ein Ersatz dafür geschaffen werden muss für die Bildung der Muskelmasse. Ich habe auch wirklich den Eindruck gewonnen, dass eine solche nachträglich noch erfolgt und zwar seitens des Musculus columellaris. Besonders in jungen Stadien findet sich die Anlage der Zunge hart über derjenigen des Fussmuskels (Fig. 61, 65), sodass beide einander berühren, und in noch jüngeren Stadien trifft man zwischen dem Stomodaeum und der hinteren Fussfalte eine Mesodermzellenmasse, aus welcher einerseits die Anlage des Fussmuskels, andererseits diejenige des Zungenmesoderms herstammen müssen. Wenn die Radulatasche anfängt auszuwachsen, werden beide Zellkomplexe, welche sich indessen schärfer abgegrenzt und sich teilweise schon differenziert haben, weiter von einander entfernt, wie z. B. bei dem Stadium der Fig. 70 nahezu der Fall ist. Betrachtet man jetzt einen sagittalen, aber nicht (wie Fig, 70) medianen, Schnitt durch dieses Stadium, hart neben der Radulatasche, so sieht man hier zwischen der Anlage des Zungenbulbus und dem Fussmuskel eine Anzahl Zellen, welche, nach ihrer Form und mehr oder weniger zusammenhängender Lage zu urteilen, unterwegs sind vom Fussmuskel nach der Anlage der Zungenmuskeln. Und die Vermutung liegt jetzt auf der Hand, dass die ganze Muskelmasse der Zunge

schliesslich mit derjenigen des Musculus columellaris aus einer gemeinschaftlichen Anlage stammt. Weil, wie erwähnt, auch die Muskelmasse des späteren Kriechfusses aus dem Musculus columellaris stammt, würde also dieser das ganze Muskelsystem des erwachsenen Tieres fortbringen, und würde umgekehrt diese ganze Muskelmasse von einer einheitlichen Anlage erzeugt sein.

VIII. Die „Nephrocysten" und das larvale Herz

Im Stadium der Fig. 61 findet man auf Schnitten jederseits des Oesophagus in der primären Leibeshöhle eine sehr grosse, bleichgefärbte Zelle. Jede dieser Zellen hat etwa die Grösse der Statocyste. Sie enthalten einen grossen Kern und ihr Protoplasma ist hell und vakuolisiert, in ähnlicher Weise wie z. B. die Zellen des Velums. Sie finden sich in der Gegend des Hinterrandes des Velums und liegen einerseits dem Ektoderm, andererseits der Hülle von Mesodermzellen angelagert, welche den Oesophagus oberhalb der Radula-aussackung ventral umgiebt. Sie finden sich also nahezu auf der Grenze von Kopffuss und Eingeweidesack, wo sich am Embryo schon jetzt eine ziemlich starke Einschnürung bemerkbar macht. Woher diese Zellen stammen habe ich nicht ausfindig machen können, ebensowenig in welcher Weise sie später wieder verschwinden. Längere Zeit verharren sie an derselben Stelle, auf beiden Seiten des Oesophagus, und verschieben sich mit letzterem, wenn er sich aus der Medianfläche des Embryos nach links verlegt. So findet man im Medianschnitt der Fig. 65 die rechte dieser Zellen getroffen. In späteren Serien sah ich diese Zellen weniger deutlich und fand sie bald gar nicht mehr wieder. Ihre Erscheinung ist also von kurzer Dauer.

Zwei ähnliche Zellen wurden von Casteel an entsprechender Stelle bei *Fiona* beobachtet, ohne dass auch dieser Untersucher anzugeben vermag, woher sie stammen. Auch ihr weiteres Schicksal wurde von ihm ebensowenig verfolgt, weil er über keine älteren Stadien verfügte. Im Anschluss an Trinchese (1881), der derartige Zellen zuerst bei *Ercolania* und anderen Nudibranchiern beschrieb, nennt

Casteel sie Nephrocysten. Trinchese nämlich schrieb ihnen eine excretorische Funktion zu.

Ein anderes Organ vorübergehender Natur ist das larvale Herz. Ein Teil der Körperwand in der Mantelhöhle, hinter dem Velum, ist kontraktil und pulsiert kräftig, lange bevor das definitive Herz sich angelegt hat, aber auch noch einige Zeit, nachdem das letztere schon angefangen hat zu pochen, sodass zwei Herze jetzt zu gleicher Zeit pulsieren, ohne dass der Rythmus beider irgend eine Beziehung zu einander aufweist. Das larvale Herz findet sich median. Es stellt einen dünnhäutigen Teil der Körperwand dar, welcher sich regelmässig jedesmal als eine ziemlich geräumige Blase nach aussen ausstülpt, wobei gut ersichtlich wird, dass sich im Epithel eine Anzahl paralleler, aber je durch einen gewissen Zwischenraum von einander getrennter Muskelfasern entwickelt haben. An Schnitten lässt sich dieses larvale Herz weniger gut studieren, weil es in fixierten Embryonen sich meistens in Systole befindet.

Ein ähnliches Organ wurde u. A. von Bobretsky (1877) bei *Nassa* und *Fusus* (wo ich es auch selbst beobachtete), von Salensky (1872) bei *Calyptraea* beschrieben.

IX. Der Darmtractus

Die invaginierten Entodermzellen differenzieren sich in Magen, Leber und Darm. Die Differenzierung schreitet ganz allmählich fort. Schon bald nach der Gastrulation, im Stadium der Fig. 47 z. B., sieht man, wie das Entoderm auf der Vorderseite geräumiger ist als hinten, wodurch das Ganze die schon erwähnte birnförmige Gestalt erlangt. Die Spitze der Birne wächst nun allmählich immer mehr in die Länge und die Grenze zwischen Magen und Enddarm, anfänglich kaum anzugeben (Fig. 47a), wird immer deutlicher. Ob den beiden Zellen E_1 und E_2 eine so hervorragende Rolle bei der Bildung des Enddarmes zuerkannt werden soll, dass sie den Namen Enteroblasten, ihnen von Conklin beigelegt, verdienen, scheint mir zweifelhaft. Bloss an der Bildung der ventralen Wand des Darmes beteiligen sie sich, wie Conklin

bemerkt, aber ich betrachte es als nicht unwahrscheinlich, dass sie ausserdem zur Bildung der Magenwand zwischen der Mündung des Oesophagus und dem Enddarme beitragen.

Nach Wierzejsky wird bei *Physa fontinalis* der Enddarm sogar von ähnlichen Zellen gebildet, welche ebenfalls von den Teloblasten abgetrennt werden, aber welche sich in der primären Leibeshöhle finden, sodass sie mit Recht als „Mikromeren des Mesoderms" bezeichnet werden müssen. Aus diesen Zellen differenziert sich ein anfänglich solider Zellenstrang, welcher sich bald mit der Magen-Leberanlage in Verbindung setzt und nachher ein Lumen erhält.

Meine Beobachtungen aber, welche an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig lassen, schliessen sich völlig an Rabls Angabe an, nach welcher der Enddarm vom Entoderm auswächst.

Wieder zu einem anderen Schlusse gelangte Meisenheimer bei *Limax maximus*. Hier entsteht der ganze Darm, bis zur Mündung in den Magen, aus dem Ektoderm. Nun stützt sich Meisenheimer bei seiner Beschreibung der Entwicklung von *Limax maximus* auf ein ausgedehntes Schnittenmaterial. Aber das Objekt selbst ist in diesem Falle wohl als sehr ungünstig zu betrachten. Es entwickelt sich nämlich eine enorme Kopfblase, von der der eigentliche Embryo noch bloss einen unbedeutenden Anhang darstellt, und gleich darauf noch dazu eine grosse Podocyste. Dies erleichtert natürlich nicht das Studium der Anlage der verschiedenen Organe, und es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass Meisenheimer, wo es die Anlage des Enddarmes betrifft, hierdurch denn auch irregeleitet ist. Nach M. entsteht nämlich der Enddarm als eine Einstülpung des Ektoderms, welche in seinen sagittalen Schnitten Fig. 75 und 76 eine merkwürdige Uebereinstimmung aufweist mit der Falte, welche im Stadium meiner Figur 49 den Fuss hinten begrenzt, mit der hinteren Fussfalte also. In dieser Einschnürung entsteht ein Lumen. Sie schnürt sich vom Ektoderm ab und verbindet sich zu gleicher Zeit mit dem Entoderm. Jetzt macht die Anlage des Enddarmes also den Eindruck einer Ausstülpung des Entoderms.

Erst nachher bricht der Enddarm abermals durch das Ektoderm zur Bildung des Anus, ebenso wie der entodermale Enddarm bei *Littorina*. Weitere Untersuchungen werden entscheiden müssen, ob tatsächlich bei Formen, welche übrigens eine so grosse Uebereinstimmung in ihrer Entwicklung aufweisen, der Enddarm in so verschiedener Weise angelegt wird.

Wenden wir uns jetzt zum vorderen Entoderm, welches den Bauch der Birne darstellt, dessen Stiel der Enddarm in Fig. 47 und 47a ist. Schon recht bald zeigt dieser Zellkomplex eine Andeutung von Asymmetrie.

Wir haben gesehen, wie im Stadium der Fig. 43 die grösste Masse des Entoderms sich vor dem Blastoporus findet. Bei der weiteren Entwicklung erfolgen aber derartige Verschiebungen und Formänderungen, dass schon bald das Entoderm fast völlig hinter den Blastoporus gelangt (Fig. 54). Diese hinterwärts gerichtete Verschiebung des Entoderms in Bezug auf den Blastoporus fällt nun aber mit einer anderen Erscheinung zusammen, welche den Zustand noch etwas mehr kompliziert. Die linke Wand des Entodermsackes nämlich zeigt ein Bestreben zu stärkerem Auswachsen als die rechte. Die Folge von diesem Auswachsen ist am Besten ersichtlich am präblastoporalen Abschnitt des Entoderms, welches im Stadium der Fig. 47 noch keine Abweichungen zeigt, und dem Velum anliegt. Es ist hier noch von grösserer Bedeutung und wölbt das Velum nach aussen hervor.

Wenn aber das Entoderm weiter hinter den Blastoporus rückt, verändert sich der präblastoporale Abschnitt immer mehr in einen Anhang des nunmehr grösstenteils zwischen Blastoporus und dem Hinterende des Embryos befindlichen Entodermsackes, welcher immer deutlicher auf die linke Seite des Embryos rückt. Dies erhellt z. B. schon aus der Fig. 58, und noch deutlicher aus dem schon beträchtlich weiter vorgeschrittenen Stadium, welchem Fig. 59 entnommen ist. Dieser Anhang verläuft auf der linken Seite des Oesophagus nach vorn.

Die in dieser Weise entstandene Ausbuchtung der linken Magenwand, welche am Oesophagus vorüber nach vorn, nach dem Velum

gerichtet ist, stellt die erste Anlage der Leber dar. Dreierlei läst sich hinsichtlich der ersten Anlage der Leber bemerken: 1°. dass sie schon sehr frühzeitig auftritt, 2°. das sie vom Anfang an unpaar ist, 3°. dass sie ursprünglich dorsalwärts gerichtet ist.

In der weiteren Entwicklung des Darmtractus gelangt nun die Torsion zur Geltung, welcher wir am Schluss dieser Arbeit eine spezielle Besprechung widmen wollen. Wir ziehen sie hier also bloss in Betracht insoweit sie sich auf den Darmkanal bezieht. In Fig. 59, welche ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium als dasjenige der Fig. 54 darstellt, findet sich das Ende des Darmes schon lange nicht mehr median, sondern hat sich eine beträchtliche Strecke nach rechts verschoben. Der genaue Zeitpunkt der Bildung einer Oeffnung, des Anus, lässt sich schwerlich bestimmen, aber im Stadium der Fig. 59 ist das Ende des Darmes jedenfalls noch geschlossen. Schnitte durch dasselbe ergaben ein ähnliches Bild wie Fig. 55. Die Mündung des Darmes in den Magen dagegen liegt noch immer median, ist sogar noch ein wenig nach links gerückt.

Ein folgendes Stadium führt uns Fig. 63 vor, wo die Symmetrieebene des Kopffusses mittels eines Pfeils angedeutet ist. Hier hat eine Drehung des ganzen entodermalen Komplexes von etwa 90° stattgefunden, während zu gleicher Zeit die Leberanlage sich weiter entwickelt hat. Die anfänglich links-dorsal gerichtete Leberaussackung gelangt jetzt links-ventral, und weil sie, wie erwähnt, anfängt sich auszudehnen, und das Schalendrüsenepithel noch bloss als ein dünnes Häutchen darüber hinwegzieht, fängt der Einfluss dieser Aenderung auf der äusseren Gestalt des Eingeweidesackes an sich bemerkbar zu machen. An letzterem entwickelt sich nämlich links-ventral eine Hervorwölbung als erste Andeutung der endogastrischen Einrollung der Schale (Fig. 60). Die Zellen der Leberanlage sind sehr gross, es treten Vakuolen in ihnen auf, und kleinere und grössere Kugeln einer gelbig gefärbten Substanz, letztere besonders in den nach innen gerichteten Enden der Zellen.

Während also beim Auswachsen des Eingeweidesackes, wenn zuerst von endo-oder exogastrisch geredet werden kan, die Auf-

rollung endogastrisch ist, so zeigt sie doch anfänglich noch eine deutliche Abweichung nach links. Aber beim weiteren Fortschreiten der Torsion verschwindet dieselbe bald und die Leber wächst nun gerade nach hinten aus (Fig. 66). Auch in Fig. 65 wird jetzt nicht bloss der Kopffuss, sondern auch der Eingeweidesack im Längsschnitt getroffen, was in Fig. 61 noch nicht der Fall war. Sowohl in Fig. 65 als in Fig. 66, von einem selben Stadium herstammend, zeigt sich jetzt, wie die Leber völlig hinter dem Magen, wo das Epithel sich aus kleineren und nicht vakuolisierten Zellen zusammensetzt, liegt. Der Enddarm dagegen ist völlig auf die Vorderseite gerückt. Durch die kräftige Entwicklung des anfänglich linken, jetzt aber rechten Leberlappens wird der Magen ganz auf die linke Seite gedrängt, er befindet sich links-vor im Eingeweidesack. Die Leber steht mit demselben durch eine sehr weite Oeffnung in Verbindung. Indem der Magen völlig auf die linke Seite gedrängt wird, zieht er auch den unteren Teil des Oesophagus mit sich nach links, wie schon erwähnt wurde, und verursacht in dieser Weise den Anfang einer Asymmetrie im Kopffuss. Die Mündung des Enddarmes in den Magen findet sich jetzt auf der Vorderseite des Eingeweidesackes, etwa median oder ein wenig mehr nach links. Von hier steigt der Darm vor der Leber vorüber schräg rechts empor (Orientierung wie in Fig. 65) und mündet rechts-vorn, nahe der Basis des Fusses. Später, wenn die Leber sich gegenüber dem Magen noch mehr entwickelt hat, wird der Verlauf des Darmes ein noch längerer. Die Mündung des Darmes in den Magen liegt dann ganz auf der linken Seite. Von hier zieht der Darm in querer, horizontaler Richtung über der Leber nach rechts auf der Vorderseite des Eingeweidesackes. Dann erst macht der Darm eine Krümmung von etwa 90° und läuft jetzt in die Höhe durch die Mantelfalte, auf den Rand der letzteren zu. Bevor er aber diesen Rand erreicht, mündet der Darm in die Mantelhöhle. So verhält sich die Sache bei Schneckchen, welche die Kapsel verlassen und auch noch beim erwachsenen Tiere. Dieser Zustand ist also die logische Folge 1° einer Drehung des ganzen Entoderms

um 180°, und 2° des Umstandes, dass allein der ursprünglich linke Leberlappen sich entwickelt.

Die Leberzellen unterscheiden sich histologisch sehr von den Zellen der Magenwand. Die erste Volumzunahme der Leber, derzufolge sie anfängt deutlich auszuwachsen, beruht weniger auf einer Vermehrung der Zellenzahl als auf einer allgemeinen Anschwellung der Zellen unter starker Vakuolisierung, während im vakuolisierten Protoplasma kleinere und grössere Kugeln einer gelbigen Substanz auftreten, welche den Eindruck von Fettkugeln machen. Zuerst treten diese Kugeln auf im inneren Teil der Zellen, welcher nach dem Lumen gerichtet ist, (Fig. 61, 63) bald aber überall (Fig. 65). Die grossen Kerne nehmen wunderbare Gestalten an und scheinen sich amitotisch in kleinere zu zerlegen, welche hier und da in einer Ecke der angeschwollenen Zellen liegen. Bei Färbung eines weiter vorgeschrittenen Embryos sieht man denn auch als Resultat, dass der Kopffuss den Farbstoff begierig aufnimmt, der Eingeweidesack dagegen fasst vollständig ungefärbt bleibt. Das Epithel des Magens bleibt gewöhnlich kubisch. Auf der Grenze von Magen- und Leberepithel tritt schon bald eine nach innen gerichtete Falte auf, welche die Leber vom Magen abschnürt, bis auf eine weite Verbindungsöffnung. Das Magenepithel breitet sich aber noch eine kleine Strecke bis über den Rand dieser Falte aus, und trägt vielleicht zum Wachstum der Leber bei. In fixierten und in Schnitten zerlegten Embryonen füllen Magen und Leber den Eingeweidesack so vollständig auf, dass es den Anschein hat als ob sie allein die Gestalt desselben bestimmen. Dies sind aber immer Embryonen, welche sich in ihre Schale zurückgezogen haben. Bei lebendigen, umherkriechenden Schneckchen ist eine geräumige, primäre Leibeshöhle im Eingeweidesack vorhanden.

Auch zum Verfolgen der Entwicklung des Darmsystems hat sich also *Littorina obtusata* wieder als ein günstiges Objekt gezeigt. In überzeugender Weise zeigte sich, dass die Leberaussackung vom ersten Anfang an unpaar ist und wie ihre Entstehung ausschliesslich beruht auf das stärkere Auswachsen der linken

Wand des Entodermsackes gegenüber der rechten. Von der rechten Leber finden wir keine Spur mehr zurück. Wohl ist es erwähnenswert, dass die linke sich schon bald in zwei deutliche und scharf getrennte Lappen teilt (Fig. 77), einen vorderen und einen hinteren. Der erstere, zugleich der grössere, liegt ganz vor dem Magen, der letztere, kleinere auf der rechten Seite desselben.

Ebensowenig wie seine Schilderung der Entstehung des Enddarmes scheinen mir auch MEISENHEIMER's Mitteilungen über die Entwicklung der Leber bei *Limax maximus* unbedingt zuverlässig. Die Vakuolisierung der Dotterzellen setzt bei *Limax* offenbar verhältnismässig früher ein als bei *Littorina*, nämlich schon wenn der grösste Teil des Entoderms sich noch vor dem Blastoporus befindet und die Schalendrüse sich einstülpt, und erfolgt dann hauptsächlich gerade in den Zellen des vor dem Blastoporus gelegenen Abschnittes. Am Entodermsack unterscheidet also anfangs auch MEISENHEIMER zwei histologisch scharf getrennte Abschnitte, von denen der erstere aus normal kubischem Epithel besteht, und der zweite, grössere, aus stark vakuolisierten Zellen zusammengesetzt ist. Aus jenem ersten Abschnitt, welcher übrigens auf der Hinterseite gelegen ist, geht nun aber nicht bloss der Magen, sondern auch noch ein Teil der linken Leber hervor, welche grösstenteils aus dem letzteren Abschnitt entsteht, und ausserdem noch die rechte Leber, welche bloss rudimentär bleibt, aber dennoch eine deutliche Ausstülpung des Magens bilden soll, ebenso wie letzterer aus kubischem Epithel zusammengesetzt. Die linke Leber besteht demnach aus zwei Abschnitten: 1°. das stark vakuolisierte Epithel des Eiweisssackes, und 2°. das kubische Epithel, welches aus dem kleinzelligen Abschnitt herstammt, aus welchem auch der Magen und die rechte Leber hervorgehen. Ich erachte es als wahrscheinlich, dass MEISENHEIMER aus dem Abschnitt mit kubischem Epithel zu vieles hat wollen entstehen lassen, und durch zufällige Einfaltung des Epithels zu einer Verteilung in rechte Leber, Magen (schon sehr wenig voluminös!) und linke Leber, wie in seiner Textfigur 2, veranlasst worden ist.

X. Die Sinnesorgane

Sämtliche Sinnesorgane legen sich an bevor das Nervensystem auftritt.

Die statischen Organe

Bald nach dem Auftreten des Stomodäums erfolgt die Anlage der beiden Gleichgewichtsorgane, der Statocysten, und bald darauf diejenige der Gesichts- und der Tastorgane, der Augen und der Tentakeln. Die beiden Statocysten entstehen aus dem Epithel des Fusses hinter dem Munde. Auf beiden Seiten zeigt sich hier im Stadium der Fig. 49 eine Ektodermwucherung von sehr beschränkter Ausdehnung. Man bekommt den Eindruck, es handle sich hier um einige wenige Ektodermzellen, nicht mehr als etwa eine Vierzahl, welche sich senkrecht zur Fläche des Epithels teilen. In dieser Weise entsteht ein solides Zellenhäufchen, welches nach innen vorspringt. Auch MEISENHEIMER (1898) giebt hiervon eine Abbildung, welche mit meiner Fig. 50 die grösste Uebereinstimmung aufweist. Bald darauf schnürt sich das Häufchen vom Ektoderm ab und liegt jetzt als ein abgerundetes Gebilde noch ohne Lumen zwischen den Mesodermzellen des Fusses (Fig. 52). In Fig. 56 sehen wir in diesem Häufchen ein kleines Lumen auftreten und die Zellen fahren jetzt fort sich allmählich abzuplatten. wodurch ein dünnwandiges, hohles Bläschen gebildet wird (Fig. 62). In dem Bläschen tritt ein einziger, kugelrunder Statolith auf, von welchem bei der von mir angewendeten Fixirung nur das organische Stroma, von derselben Form und Grösse wie der Statolith selbst, zurückblieb, welches sich dunkel braunrot färbte. Von seinem ersten Auftreten an nimmt der Statolith regelmässig an Umfang zu. Bei zwei äusserst dicht auf einander folgenden Stadien, fand ich in einem Fall die Statocysten noch leer (Fig. 62), während im anderen, kaum älteren (Fig. 61) schon ein Paar Statolithen mit einem Diameter von 3—4 μ vorhanden waren. Bei Embryonen, im Begriffe auszuschlüpfen, betrug der Diameter 7—8 μ, während in einem noch älteren, schon lange

frei umherkriechenden Schneckchen, in welchem gerade die Anlage der Gonaden als eine Wucherung des Perikards aufzutreten anfing, der Diameter der Statolithen zu 24, 6 μ herangestiegen war. Dennoch ist der Statolith vom Anfang an mit keiner der Wandzellen in konstanter Berührung. Die Bildung des Statolithen erfolgt nach Tschachotin (1908) offenbar in ähnlicher Weise wie die von Harting künstlich in Eiweisslösung erzeugten Calcosphäriten. Jedenfalls ist es ausgeschlossen, dass der Statolith bei seiner Entstehung etwa das ganze Lumen der Statocyste ausfülle und gleichsam einen Abguss desselben darstelle, um später, wenn die Statocyste sich vergrössert, frei zu werden. Von seinem ersten Auftreten an füllt der Statolith nicht das ganze Lumen auf, sondern er liegt frei, und wächst mit der Statocyste weiter.

Inzwischen entfernt sich das Bläschen vom Ektoderm und legt sich jederseits an die eben aufgetretene Radula-ausstülpung, oder besser, an die dünne Schicht von Mesodermzellen, welche diese Ausstülpung überzieht (Fig. 62). Unter demselben findet bald darauf die Anlage des Musculus columellaris statt und hierauf ruhen nun gleichsam die Statocysten weiter, während vor demselben und gleichfalls auf dem Muskel die beiden grossen Pedalganglien entstehen. Später biegt sich die Radulatasche nach hinten um und wächst in dieser Richtung aus. Die Statocysten aber verharren an ihrer Stelle.

Wie erwähnt, färbt sich der Statolith intensiv mit Hämatoxylin, oft aber an der Peripherie dunkler als im Zentrum, was offenbar nicht bloss aus dem nicht guten Durchdringen des Farbstoffs zu erklären ist, denn die Grenze zwischen der dunkelgefärbten Peripherie und dem helleren Zentrum lässt sich scharf bestimmen, wenngleich ihre Entfernung von der Aussenoberfläche sehr wechselt. Offenbar haben wir es hier mit einem Ausdruck des concentrischen Baues des Statolithen zu tun. Bisweilen kommt es vor, dass es zwei derartige helle Zentra giebt und deutet auch der Umriss des Statolithen daraufhin, dass er aus einem zweifachen Bildungszentrum entstanden ist. Dies ist z. B. der Fall in der rechten Statocyste in Fig. 73.

Bei *Limax maximus* werden von MEISENHEIMER ausschliesslich die frühesten Entwicklungsstadien verfolgt, das Auftreten der Statolithen wurde von ihm nicht mehr beobachtet. Bis soweit stimmen aber seine Abbildungen und seine Schilderung völlig mit den meinigen überein.

Das Auge

In seinem Auftreten und seiner Entwicklung weist das Auge eine unverkennbare Aehnlichkeit mit den Statocysten auf. Die beiden Augen entstehen an der Aussen- und Hinterseite der Tentakeln, hart an der Basis der letzteren. Zwischen den beiden Velumlappen und der apicalen Zellplatte sehen wir in Fig. 57 auf beiden Seiten der letzteren eine Gruppe kleinerer Zellen mit dunkel färbenden Protoplasma, die sog. Sinnesplatten. Sie bilden auf dem Velum, das übrigens völlig aus grossen, bleichen Zellen besteht, zwei Inselchen von Zellen, welche ihren embryonalen Charakter behalten haben und welche die Anlage der Tentakeln, Augen und Cerebralganglien darstellen. Während nun als Anlage der Tentakeln diese beiden intensiv färbenden Zelleninseln sich nach aussen vorzubuchten anfangen, tritt an ihrer Aussenseite, wo sie an die beiden Velumlappen grenzen, eine nach innen gerichtete Wucherung von Ektodermzellen auf. In dieser Weise entsteht ein ähnliches solides Zellenhäufchen, wie wir es auch bei der Bildung der Statocysten auftreten sahen (Fig. 62). Die Zahl der Zellen, aus welchen es sich zusammensetzt, ist vielleicht etwas grösser; weil es aber etwas später auftritt als die Anlage der Statocyste, hat sich indessen die Zellenzahl sämtlicher Organe vermehrt. Bald schnürt sich dieses Häufchen wieder zu einer abgerundeten Zellkugel ab, in welcher alsbald ein kleines Lumen auftritt, genau wie wir das bei der Statocyste gesehen haben. Bei *Limax maximus* dagegen tritt nach MEISENHEIMER das Augenbläschen nicht durch eine anfangs solide Einwucherung, sondern durch eine deutliche Einstülpung in die Erscheinung, welche sich sogleich als ein hohles Bläschen vom Ektoderm abschnürt.

Bald zeigen sich auf der Innenseite der Zellen schwarze Pig-

mentkörnchen, deren Zahl sich immer mehrt, und bald darauf tritt die Linse auf. Diese erinnert wieder stark an den Statolithen, wie auch von Tschachotin (1908) bemerkt wird. Auch hier wieder ein kugelrundes Körperchen von organischer Substanz, welche sich kräftig und dunkel färbt. Nur ist die Farbe bei Anwendung von Ehrlichs Hämotoxylin mehr blauschwarz, während diejenige des Statolithen mehr dunkel rotbraun ist, was vielleicht auf einer verschiedenen alkalischen Reaktion beruht. Verhältnismässig ist die Linse bald etwas grösser als der Statolith, um so mehr weil das Lumen des Augenbläschens kleiner und die Wand dicker ist als bei der Statocyste. Bei einem Schneckchen, welches im Begriffe war auszuschlüpfen, betrug der Diameter der Linse z. B. 9 μ, derjenige des Statolithen, 7,8 μ. Bei dem oben erwähnten Tiere, bei welchem der Durchmesser des Statolithen 24,6 μ betrug, war derjenige der Linse 37 μ.

Im Epithel der Wand tritt eine Differenzierung auf. An der nach der Haut gewendeten Seite wird das Epithel stark abgeplattet und es fehlen die Pigmentkörnchen (Fig. 76). Es liegt dicht dem Ektoderm an, aber zwischen beiden finden sich doch noch Mesenchymzellen. Diesem Epithel, dessen Abflachung im Laufe der Entwicklung immer stärker wird, liegt die Linse an. Das übrige Epithel dagegen bleibt dick, und die Zellen desselben werden immer höher cylindrisch je mehr ihre Zahl zunimmt. In ihren nach innen gekehrten Enden findet eine starke Anhäufung schwarzer Pigmentkörner statt. Sie bilden den perzipierenden Teil des Auges, die Retina.

Wenn etwas später die Cerebralganglien aufgetreten sind, liegen die Augenbläschen anfänglich denselben an. Bald aber rücken die Cerebralganglien nach hinten, aber ein Ausläufer bleibt, der sich nach vorn bis ganz nahe den Augen erstreckt (s. Nervensystem). Als eine Merkwürdigkeit fand ich einmal beim Studium einer Schnittenserie auf der rechten Seite zwei Augen hart neben einander, völlig normal, beide mit einer Linse versehen. Auf der linken Seite war wie gewöhnlich bloss ein Auge vorhanden.

Die Tentakeln

Als Tastorgane können auch die Tentakeln noch zu den Sinnesorganen gestellt werden. Der Ort ihres Entstehens wurde schon bei der Schilderung der Entwicklung des Velums genau angedeutet. Die beiden Inselchen kleiner, sich dunkel färbender Zellen, von einander getrennt durch die sog. apikale Zellplatte, fangen alsbald an sich nach aussen vorzubuchten (Fig. 62). Betrachtet man ein Totalpräparat eines Embryos im Stadium der Fig. 60 von der Hinterseite, so sieht man auf dem Velum, hart hinter den beiden vorderen Velumlappen, drei gleich grosse runde Häufchen, ein medianes und zwei seitliche, dicht daneben. Die beiden seitlichen stellen die Anlage der Tentakeln dar, das mittlere, aus grossen, bleichen Zellen zusammengesetzt, die apikale Zellplatte.

Die beiden Tentakeln wachsen jetzt aus und Mesodermzellen wandern in sie hinein, und bilden nachher ein dichtes Gefüge von Muskelfasern, zwischen welchen wieder Gruppchen blasiger Stützzellen sich finden können. In der Basis der Tentakeln, an der Aussenseite, liegt das Auge. Nachdem die Tentakeln sich mehr entwicklen, werden die Velumlappen vor und ausserhalb derselben resorbiert.

XI. Schale und Mantel

Die Schalendrüse wird wohl hauptsächlich von den Nachkommen von 2 d geliefert. Es ist eines der am frühesten sich anlegenden Organe, welches indessen bei den Lamellibranchiern, wo auch 2 d sich durch seine Grösse vor den übrigen Zellen dieses Quadrantes auszeichnet, sich noch früher, nämlich schon während der Gastrulation einstülpt. Auf die Einstülpung folgt auch hier wieder eine Ausbreitung des Schalendrüsenepithels. Zu einer vollständigen Abschnürung kommt es dagegen bei einer schalenlosen Form wie *Limax*, wo sie folglich als ein hohles Bläschen unter der Epidermis liegt. Das Epithel dieses Bläschens differenziert sich darauf in zwei Richtungen: sehr dünn wird es auf der dem Epithel

zugewendeten Seite, höher dagegen bleibt es auf der nach innen gekehrten Seite. Vom letzterwähnten Epithel, am Rande ausserdem noch ein wenig verdickt, wird ein dünnes Schalenhäutchen ausgeschieden.

Nachdem bei *Littorina* die Einstülpung, welche in einem vorhergehenden Kapitel (IV) schon genügend geschildert wurde, wieder zurückgegangen ist und das Epithel sich wieder ausgebreitet hat, nimmt letzteres bald immer mehr an Dicke ab, besonders in der Mitte, während der Rand hierbei anfänglich ein wenig zurückbleibt. Schliesslich umspannt es als ein äusserst dünnes Häufchen den ganzen Eingeweidesack (Fig. 61, 65), und sein Vorhandensein wird auf Schnitten nur noch von einem abgeplatteten Kern verraten, welcher hie und da der Aussenseite der Leber anliegt. Wann genau die Ausscheidung der Schale anfängt, lässt sich nicht mit Gewissheit bestimmen. Während nämlich das Operkulum, welches aus einer hornigen Substanz besteht, als eine dicke und dichte Schicht organischer Substanz zurückbleibt, auf Schnitten vom Anfang an deutlich sichtbar, wird das Schälchen selbst so vollständig von der Pikrinsalpetersäure aufgelöst, dass auf den Schnitten der embryonalen Stadien sich kaum eine Spur desselben mehr finden lässt.

Schon bei Schneckchen, welche noch in den Eikapseln umherkriechen, lässt sich deutlich die abgestumpfte Schale erkennen, typisch für *Littorina obtusata*. Das Schälchen hat eine gelbige Farbe. So bald nun die Schneckchen aus der Hülle ausgeschlüpft sind, fangen sie an eine Schalensubstanz auszuscheiden, welche farblos ist. Schon nach Verlauf eines Tages ist ein Ring dieser Substanz an die Mündung des alten Schälchens gefügt und in den folgenden Tagen wächst das Schälchen schnell fort und ist bald eine halbe und nachher eine ganze Spiralwindung dieser glashellen, farblosen Substanz entstanden. Die Grenze zwischen dem gelbigen embryonalen Schälchen und der ungefärbten Neubildung bleibt aber durch den Unterschied der Farbe deutlich sichtbar, wennschon der äussere Umriss des einen ohne Unterbrechung oder Knick in das andere übergeht.

Eine ähnliche scharfe Grenze findet sich nicht bloss bei den Gastropoden, sondern auch bei den Lamellibranchiern. Wenn z. B. die junge Miesmuschel die planktonische Lebensweise aufgiebt und sich mittels Byssusfäden festheftet, setzt hier plötzlich die Ausscheidung einer blauen Schalensubstanz ein (Delsman 1910) und auch hier bleibt die Grenze zwischen dem gelbigen Embryonalschälchen und der nachher hinzugebildeten blauen Substanz eine sehr scharfe. Merkwürdig ist es, dass diese schroffe Aenderung der Schalensubstanz in beiden Fällen mit einer so wichtigen Veränderung der Lebensweise verbunden ist, wenn auch dieser Wechsel in einem Falle doch wieder ganz anderer Natur ist als im anderen.

Der Mantelrand tritt als eine ringförmige Falte des Ektoderms an der Stelle auf, wo der Embryo am meisten eingeschnürt ist. Sein erstes Auftreten ist z. B. sichtbar in Fig. 61, sowohl auf der Rückenseite, hinter dem Velum, als hinter dem Fusse, an der Basis des Operculums. An einem Totalpräparat und namentlich auch an einer frontalen Schnittenserie lässt sich feststellen, dass diese Falte weitaus am kräftigsten entwickelt ist auf der rechten Seite, wo der Enddarm darin hineinwächst. (Fig. 60, 63). Hier findet sich denn auch eine tiefe Mantelhöhle, von welcher auf den anderen Seiten nicht die Rede ist. Diese Mantelhöhle, anfänglich also auf der rechten Seite gelegen, verschiebt sich bald auf die Vorderseite.

Die Mantelfalte wächst schnell aus, namentlich vorn und auf den beiden Seiten. Unter dem Fusse dagegen gelangt sie, wenngleich vorhanden und auf sagittalen Schnitten sichtbar (Fig. 65), gar nicht zur Entwicklung. Auch wird die Mantelhöhle auf der Vorderseite noch tiefer, indem sie in den Körper einschneidet (Fig. 70 insn)., und zwar so tief, dass Kopffuss und Eingeweidesack schliesslich noch bloss durch eine äusserst schmale Verbindung zusammenhangen, durch welche noch bloss der Musculus columellaris und der Oesophagus verlaufen, der letztere auf der linken, der erstere mehr auf der rechten Seite. Bis auf den Musculus columellaris nämlich hat sich die Mantelhöhle dorsal eingeschnitten,

schon im Stadium, welchem z. B. Fig. 71 entnommen ist. Deutlich ist dies in Fig. 77 sichtbar. Zwar erstreckt sich die enge Verbindung von Kopffuss und Eingeweidesack über die ganze Breite des Embryos.

Das Epithel der Mantelfalte ist niedrig und dünn und Aussen- und Innenseite liegen hart aneinander. Bloss einzelne Mesenchymzellen finden sich dazwischen zerstreut in der Falte. Weiter liegt auf der linken Seite das voluminöse Ganglion viscerale darin, welches das Epithel in die Mantelhöhle vorwölbt. (Fig. 70).

Erst postembryonal tritt die Kieme auf als ein System paralleler Falten des Innenepithels der Mantelfalte, welche sich mit Wimpern bekleiden. Ebenfalls postembryonal tritt eine Anschwellung des Mantelrandes auf, indem sich darin eine solide Drüsenzellenmasse entwickelt, welche sich über den ganzen Rand erstreckt und auf der Aussenseite dicht unterhalb des Randes ausmündet. Näher studiert habe ich dieses Organ aber nicht.

XII. Das Nervensystem

Schilderungen der vollständigen Entwicklung des Nervensystems eines Gastropoden besitzen wir bloss wenige einzelne, nämlich diejenige Sarasins (1883) über *Bythinia tentaculata*, diejenige von Miss Henchman (1890) über *Limax maximus*, und von Schmidt (1891) über *Limax agrestis*, während von Von Erlanger (1891) eine sehr kurze Mitteilung über die Entwicklung des Nervensystems von *Paludina* gemacht hat und eine ausführlichere Untersuchung weiter in Aussicht gestellt wurde. Letztere ist aber niemals erschienen.

Nach Sarasin entstehen bei *Bythinia* die Cerebropleuralganglien (Cerebral- und Pleuralganglien sind hier mit einander verschmolzen) als zwei Ektodermwucherungen, welche median nicht mit einander zusammenhängen, sondern sich erst später durch eine Kommissur mit einander verbinden. Aus einer medianen, unpaaren und einheitlichen Zellwucherung lässt er dagegen die Pedal-, Visceral- und das Abdominalganglion entstehen. Diese werden von ihm denn

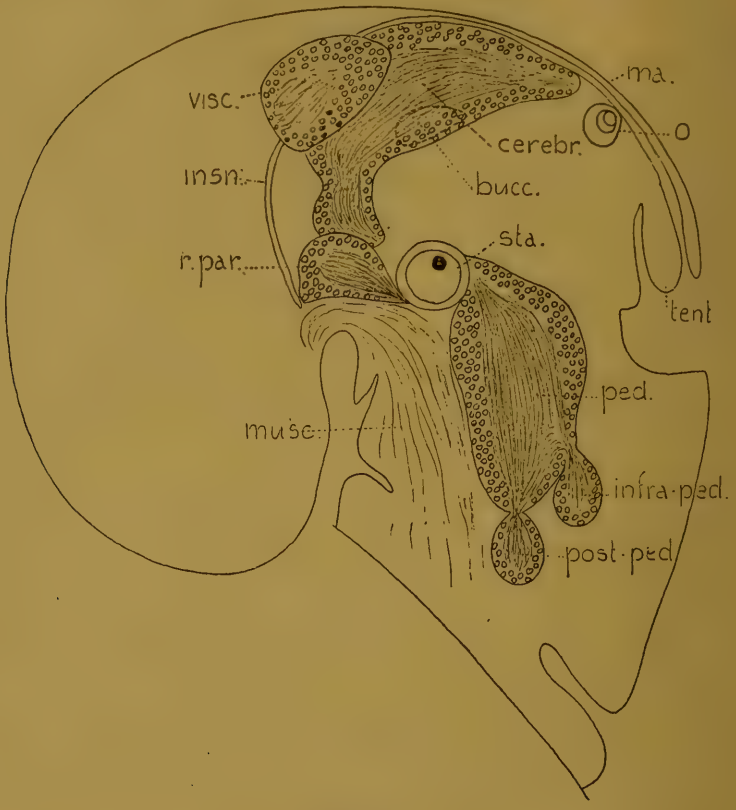
auch mit dem Bauchstrange der Anneliden verglichen, wenn er auch gleich gesteht, dass es von diesem Standpunkt betrachtet befremdend bleibt, dass die Visceralganglien sich nicht gleich mit den Pedalganglien und mit einander verbinden, wie sich doch erwarten liesse, wenn sie einem Paare Bauchganglien der Anneliden entsprächen. Von Von Erlanger (1891) wurde der Zusammenhang der ersten Anlage der Pedal-, Parietal- und Abdominalganglien bei *Bythinia* bestritten, ohne dass von ihm aber nähere Angaben gemacht werden.

Etwa gleichzeitig erschienen darauf die Untersuchungen Henchman's und Schmidt's über die Entwicklung des Nervensystems bezw. bei *Limax maximus* und *Limax agrestis*. Nach Miss Henchman entstehen sämtliche Ganglien getrennt und bilden sich Kommissuren und Konnektive erst nachträglich. Schmidt dagegen unterscheidet keine getrennten Pleural-, Parietal- und Visceralganglien, sondern fasst dieselben alle zusammen in den beiden Visceralganglien, welche er, ebenso wie die Cerebral- und Pedalganglien, getrennt entstehen lässt. Das Visceralganglion streckt sich nachher in die Länge und es treten Einschnürungen auf, sodass sich zwei oder drei Abschnitte unterscheiden lassen, welche wahrscheinlich dem Pleural-, Parietal- und Visceralganglion von Gastropoden mit weniger koncentriertem Nervensystem entsprechen.

In den seit diesen drei Abhandlungen verflossenen zwanzig Jahren sind über den Ursprung und die Entwicklung des Nervensystems der Gastropoden keine Untersuchungen mehr angestellt.

Eine Schilderung nebst Abbildung des Nervensystems von *Littorina littorea* giebt uns Souleyet (1852) im Berichte der Resultate der Reise um die Welt, in den Jahren 1836 und '37 von der „Bonite" vollbracht. Es ist ein typisch chiastoneures Nervensystem, zusammengesetzt aus einem Paar Cerebralganglien, einem Paar Pleuralganglien, einem Paar Pedalganglien, einem Paar kleiner Buccalganglien, einem Paar Parietalganglien, von denen das rechte eine etwas länglichere Gestalt hat als das linke, und schliesslich ein unpaares Visceralganglion. All diese Ganglien

sind mittels schlanker Konnektive und Kommissuren mit einander verbunden, von denen diejenigen zwischen den Pleural- und Parietalganglien einander kreuzen. Mit dieser Schilderung stimmt das Nervensystem von *Littorina obtusata* völlig überein.



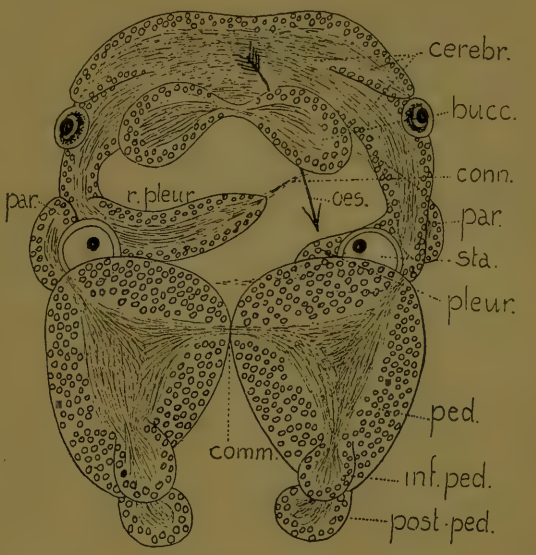
Textfigur 2.

Rekonstruktion des Nervensystems einer Schnecke in dem Augenblicke des Ausschlüpfens. Von rechts gesehen.

Fangen wir mit der Betrachtung eines Embryos an, welcher im Begriffe ist die Eikapsel zu verlassen, also schon geschäftig umherkriecht und dessen Herz regelmässig pocht. Das Nervensystem ist hier auch schon ganz fertig gestellt. Mit Hilfe einer sagittalen und einer queren Serie hält es nicht schwer eine Rekonstruktion des ganzen Nervensystems anzufertigen, wie dieselbe in

den Textfiguren 2 und 3 abgebildet ist. Fig. 2 stellt die Ansicht von der rechten Seite dar, Fig. 3 von vorn. Vergleichen wir dieses Bild mit demjenigen des Nervensystems in einem erwachsenen Tiere, so fällt wohl an erster Stelle auf, dass die Ganglien verhältnismässig ungleich viel grösser sind und dass sie alle nahe auf einander liegen, sodass von den schlanken Kommissuren und Konnektiven noch fast nichts zu finden ist.

In der Mitte fallen sogleich die beiden Statocysten auf, welche bei der Betrachtung der einzelnen Ganglien einen guten Ausgangspunkt bilden. Hart vor denselben (Orientierung diesmal als in Textfig. 2), im Fuss, an dem Musculus columelaris, finden sich die beiden enormen Pedalganglien, welche einander median berühren. An diesem Berührungspunkte tritt ein Strom von Axonen aus dem einen Ganglion in das andere hinüber, und offenbar auch umgekehrt (Textfig. 3, comm.). Dies ist die Pedalcommissur. An der Spitze jedes der beiden Ganglien liegen noch ein Paar kleinerer Ganglien, ebenfalls je durch ein Bündel Achsencylinder mit dem Pedalganglion verbunden. Sie werden auch von SOULEYET als Anschwellungen der Wurzel der Nervenstämme abgebildet, welche hier später aus den Pedalganglien austreten. Sie sind aber schon eher als diese Nervenstränge da und als selbständige Ganglien zu betrachten. Ich will sie mit den Namen Infra- und



Textfigur 3.
Dieselbe Rekonstruktion von vorn gesehen. Der Pfeil zeigt den Verlauf des Oesophagus.

Postpedalganglien bezeichnen, und zwar unterscheide ich als Postpedalganglion dasjenige, welches der äusseren Spitze des Pedalganglions, als Infrapedalganglion dasjenige, welches der nach der Fusssohle gewendeten Seite des Pedalganglions anliegt und später hauptsächlich die Lippendrüse versorgt.

Auf der anderen Seite der Statocysten finden wir sämtliche übrigen Ganglien. Die grössten derselben sind die Cerebralganglien, oberhalb dem Oesophagus gelegen welche sich median über demselben verbinden. Sie sind etwas zwischen dem Ektoderm und der voluminösen Zungenmasse abgeplattet, um welche herum sie sich gleichsam nach beiden Seiten ausbreiten. Nach vorn sind sie in zwei nach den Augen gerichteten Ausläufer ausgezogen, welche die Augen indessen nicht völlig mehr erreichen. Nach hinten setzen sie sich gleichfalls in zwei derartige Ausläufer fort, welche nach den Pleuralganglien führen. Letztere bilden gleichsam die Fortsetzung der Cerebralganglien und sind nicht scharf von denselben abzugrenzen. Das Verbindungsstück ist nämlich ein kaum verschmälerter Abschnitt des Ganglions, in welchen sowohl die Kerne als das Axonengeflecht sich fortsetzen.

Die beiden Pleural- und in deren nächster Nähe die beiden Visceralganglien liegen dicht vor den Statocysten. Lage und Gestalt des einen Pleuralganglions weichen aber von derjenigen des anderen ab und ebensowenig sind die beiden Visceralganglien einander gleich. Das linke Pleuralganglion hat eine mehr gedrungene Gestalt als das rechte, welches in querer Richtung stark in die Länge gezogen ist, und liegt hart an der linken Statocyste, während das rechte eine gewisse Entfernung von der Statocyste behält. Diese verschiedene Gestalt der beiden Pleuralganglien steht ohne Zweifel in Zusammenhang mit der Verschiebung, welche der Oesophagus aus der medianen Ebene nach links gemacht hat, infolge der asymmetrischen Entwicklung der Leber, wie im vorhergehenden Kapitel geschildert. Der Oesophagus nämlich, in Textfig. 3 mit einem Pfeile angedeutet, verläuft gerade zwischen der nach innen gekehrten Spitze des linken Pleuralganglions, welches ventral desselben liegt, und der nach innen

gekehrten Spitze des rechten Pleuralganglions, welches dorsal desselben liegt, hindurch. Die Spitze des rechten Pleural- oder Supraintestinalganglions liegt dorsal auf, die Spitze des linken Pleural- oder Infraintestinalganglions liegt ventral unter dem Oesophagus. Aber ersteres ist beträchtlich länger und schmäler als das letztere, indem der Oesophagus nicht median, sondern auf der linken Seite verläuft. Noch beim erwachsenen Tiere macht sich nach SOULEYET's genauer Abbildung ein Unterschied in der Gestalt der Pleuralganglien, von welchem also die Entwicklungsgeschichte die Erklärung giebt, bemerkbar.

In nächster Nähe der Pleuralganglien, dieselben fast berührend, liegt auf jeder Seite ein Parietalganglion. Das linke liegt dorsal vom Pleuralganglion, welches selbst wieder der Statocyste anliegt. Das rechte, welches etwas grösser ist als das linke, dagegen liegt der Statocyste näher und auf der Aussenseite des Pleuralganglions, welches im Gegensatz zum linken selbst eine Strecke von der Statocyste entfernt bleibt. Wie nahe den Pleuralganglien die beiden Parietalganglien auch liegen mögen, so sind sie doch je mittels eines Konnektivs mit dem Pleuralganglion der gegenüberliegenden Seite verbunden. Dieses Konnektiv ist bloss aus dem Achsenzylinder zusammengesetzt, ohne Zellkerne, und tritt aus der nach innen gerichteten Spitze der beiden Pleuralganglien. Das eine, das supraintestinale Konnektiv, verläuft dorsal vom Oesophagus, das andre, das infraintestinale Konnektiv, ventral, quer über den Musculus columellaris.

Sodann sind noch die beiden Buccalganglien zu erwähnen, welche hart unter dem Zungenbulbus ventral vom Oesophagus liegen, sich gegenseitig berührend und mit einander durch übertretende Achsenzylinder verbunden. Und schliesslich das grosse unpaare Visceralganglion, welches völlig links, oberhalb des Herzens, in der Mantelfalte liegt, und durch die tiefe Mantelfalte von den übrigen Ganglien getrennt wird.

Sämtliche Ganglien nehmen in Bezug auf die übrigen Organe beträchtlich mehr Raum in Anspruch als beim erwachsenen Tiere, und das Nervensystem hat einen viel mehr koncentrirten Charakter:

Ganglien, welche im erwachsenen Tiere durch schlanke Konnektive mit einander verbunden sind, berühren einander jetzt oder liegen ganz nahe bei einander.

Wir wollen jetzt die Entstehung der verschiedenen Ganglien näher besprechen. Bei den meisten Ganglien ist es mir in sehr befriedigender Weise gelungen, das erste Auftreten festzustellen, sodass ich ein nahezu vollständiges Bild der Entwicklung des Nervensystems zu liefern vermag.

Zuerst entstehen die beiden Pedalganglien, und zwar etwa an derselben Stelle, wo zuvor die Statocysten abgetrennt worden sind und in engem Anschluss an letztere. Indessen hat sich die vordere Fussfalte entwickelt und es ist in der seitlichen Fortsetzung dieser Falte, auf der Grenze von Velum und Fuss, dass jederseits eine kompakte Zellenmasse hineinwuchert. Dies geschieht in einem Stadium, welches zwischen demjenigen der Fig. 61 und der Fig. 65 liegt: im ersteren Stadium sind sie noch nicht da, im letzteren liegen sie im Fusse. Fig. 64 ist ein Teil eines Querschnittes, welcher mit demjenigen der Fig. 62 übereinstimmt, aber in einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, wo demnach die Velumzellen noch etwas grösser geworden sind und die Tentakeln schon deutlich anfangen auszuwachsen. Ebenso wie in Fig. 62 liegt auch hier die Statocyste (welche erst einige Schnitte weiter nach unten getroffen wird und mit punktierter Linie hier angedeutet ist) einerseits dem Oesophagus an und zwar an der hier schon kräftiger entwickelten Radulaaussackung, andererseits an der seitlichen Fortsetzung der vorderen Fussfalte, welche den Velumlappen vom Fusse trennt. In dieser Falte findet jetzt die Einwucherung statt, welche zur Bildung des Pedalganglions führt. Dass die Entstehung der Pedalganglien ziemlich schnell verläuft, folgt daraus, dass in der Serie, welcher Fig. 62 entnommen ist, noch keine Spur ihrer Einwucherung zu entdecken war und das Epithel an der entsprechenden Stelle noch überall einschichtig ist. Nach ihrer Entstehung schieben sich die Ganglien, welche hierbei eine birnförmige Gestalt annehmen, mit dem stumpfen Ende nach vorn, jederseits ausserhalb der Statocysten in

den Fuss und legen sich hier hart hinter und an die Statocysten und auf den Musculus columellaris. Mesodermzellen sammlen sich um die Ganglien und legen sich an dieselben, aber mit einer feinen Linie zeichnet sich der abgerundete Umriss vom Anfang an (Fig. 64) gegen die anliegenden Mesenchymzellen ab. Zwischen den beiden Pedalganglien ist ein beträchtlicher Raum, eine Art Sinus, in welchem bloss einzelne Mesenchymzellen umherschweifen, und welcher sich hinterwärts in das Lumen des Fusses fortsetzt. Der mediane Schnitt der Fig. 65 trifft genau diesen leeren Raum und zieht zwischen den beiden Ganglien hindurch, deren Umriss mit punktierter Linie angedeutet ist. Die Zellen zeigen in diesem Stadium noch keine Differenzierung und unterscheiden sich in keinerlei Weise von den umliegenden Mesodermzellen, nur dadurch, dass sie deutlich ein abgerundetes Ganzes bilden. Entschieden muss ich also die übrigens schon von Henchman und Schmidt bestrittene Meinung Sarasin's zurückweisen, nach welcher die Pedalganglien als eine unpaare, mediane Wucherung des Epithels der Fusssohle entstehen sollten, welche erst nachher einen paarigen Charakter erlangt.

Wenn die Zellen des Ganglions anfangen sich zu differenzieren findet eine beträchtliche Volumvermehrung der Ganglien statt, welche so gross ist, das die Ganglien einander schliesslich median berühren. Im Zentrum des Ganglions tritt ein dichtes Geflecht von Achsenzylindern auf, welches sich immer mehr ausbreitet und schliesslich das Innere völlig auffüllt, während die Zellkerne sich mehr nach der Peripherie zu einer dicken Rindenschicht zurückziehen. Das Plasma der Zellen, welche folglich peripher um das zentrale Neuropil herum liegen, wird sehr hell und klar und nimmt keinen Farbstoff mehr an, sodass die intensiv gefärbten Kerne gegen diesen hellen Hintergrund sehr scharf hervortreten. Auch der Umriss des Ganglions wird hierdurch sehr deutlich. Zellgrenzen sind im Innern nicht sichtbar. Das dichte Gewebe von Achsenzylindern im Zentrum, welches einen filzigen Eindruck macht, färbt sich beinahe nicht, es nimmt nur einen gelbigen Ton an. Anfänglich allseitlich von der mächtigen Zellen-

schicht umgeben, bahnt sich dieses Gewebe später an bestimmten Stellen einen Durchgang nach der Peripherie und wächst z. B. in ein angrenzendes Ganglion aus. Wenn z. B. die beiden Pedalganglien einander median berühren, was durch die eiförmige Gestalt der Ganglien an einer Stelle erfolgt, welche den Statocysten ein wenig näher als dem distalen Ende liegt (Textfig. 3), dann tritt, wie wir sahen, an der Berührungsstelle ein Strom von Achsenzylindern aus dem linken in das rechte, und umgekehrt, hinüber. Und dasselbe ist wieder der Fall, wenn später die beiden kleinen Infra- und Postpedalganglien sich an die Pedalganglien legen.

Die Cerebralganglien legen sich ein wenig später als die Pedalganglien an. Eine ähnliche kompakte Einwucherung als beim Auftreten der letzteren habe ich hier indessen nicht beobachten können. Es kommt mir vor, dass die Cerebralganglien durch eine Delamination der Zellen des Epithels der Tentakeln entstehen, wenn diese anfangen eben auszuwachsen Das kleinzellige, dunkelgefärbte Epithel, aus welchem die beiden Sinnesplatten bestehen, zeigt nämlich, zwar noch in Fig. 62, aber bald darauf auf der Innenseite oft keine scharfe Begrenzung mehr. Eine mehr kompakte Einwucherung, am Fusse der Tentakeln z. B., würde von mir kaum übersehen worden sein, wo die so wenig umfangreiche Anlage des Auges sich Schritt für Schritt durch alle Stadien verfolgen lässt. Ich gelange demnach hinsichtlich der Entstehung der Cerebralganglien zu einem Schlusse, welcher mit demjenigen Sarasin's bezüglich *Bythinia* übereinstimmt. Auch dieser sah sie nämlich als eine Wucherung des Epithels der Anlage der Tentakeln über ihre ganze Oberfläche auftreten. Von verschiedenen Untersuchern wird eine paarige Ektodermeinstülpung erwähnt, welche bei der Anlage der Cerebralganglien auftritt. Diese sog. Cerebraltuben wurden zuerst von Sarasin bei *Helix* beschieben, und nachher ebenfalls von Henchman und Schmidt bei *Limax* aufgefunden. Sarasin (1887) verglich sie mit den Wimperorganen der Anneliden. Derartige Einstülpungen finden sich bei *Littorina* indessen nicht.

Deutlich sind die Cerebralganglien im Stadium der Fig. 70.

Sie liegen hier auf beiden Seiten unterhalb dem Auge, etwas abgeplattet zwischen der Oberhaut und der Zungenmasse, sich lange nicht in der Mitte gegenseitig berührend, sondern durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt, sodass der Oesophagus hier median überall der Oberhaut anliegt, wie aus Fig. 70 erhellt. Gleichsam als ein rundes Köpfchen sitzt jedes Cerebralganglion folglich links und rechts der Zungenmasse angedrückt und reicht mit seinem Rande etwa bis an die Statocyste, welche ebenfalls der Zungenmasse anliegt. Die Cerebralganglien, oder eigentlich Cerebropleuralganglien, finden sich also in nächster Nähe sowohl des Auges als des statischen Organs.

Jetzt fängt aber eine Wanderung dieser Ganglien in zweierlei Richtung an. Erstens findet eine Annäherung der beiderseitigen Ganglien aneinander statt, sodass sie einander schliesslich median oberhalb dem Oesophagus berühren, wo eine kräftige Kommissur gebildet wird. Zweitens schieben sie sich nach unten (Orientierung mit Mund nach oben), wodurch sie nicht mehr unterhalb der Tentakeln, sondern unterhalb der Zungenmasse zu liegen kommen (Fig. 77). Eine Folge letzterer Verschiebung ist, dass sie nicht mehr die Augen berühren. Es zieht sich aber immer noch in dieser Richtung links und rechts um die Zungenmuskelmasse herum ein länglicher Ausläufer nach vorn bis ganz nahe dem Auge. Aus der Spitze treten die Nervenfasern für das Auge heraus. In derselben Weise würden durch die Verschiebung nach der Mitte die Cerebralganglien sich von den Statocysten zurückziehen. Aber auch in dieser Richtung bleibt ein ähnlicher Ausläufer zurück, an der Spitze ein wenig angeschwollen, mittels eines kaum verdünnten Stieles mit dem Hauptganglion im Zusammenhang bleibend. Der verdickte Zipfel dieses Ausläufers stellt das Pleuralganglion dar.

Hiermit gelange ich also zu einem Schlusse, welcher den Angaben Henchman's und Schmidt's widerspricht, dagegen mit den Befunden Sarasin's an *Bythinia* in bestem Einklang steht. Nun ist aber bei letzterer Form das Pleuralganglion auch im erwachsenen Tiere völlig mit dem Cerebralganglion verschmolzen, bei

Littorina dagegen deutlich von demselben getrennt. Nach Miss Henchman entsteht das Pleuralganglion gesondert, ebenso wie die übrigen Ganglien, um sich erst später mit den Cerebralganglien in Verbindung zu setzen. Bei der Betrachtung von Miss Henchman's Abbildung kann ich mich aber der Vermutung nicht erwehren, dass diese immer wieder Anhäufungen von Mesodermzellen für die erste Anlage von Ganglien gehalten hat und besonders drängt sich diese Vermutung auf, wo es die Entstehung der Pleuralganglien betrifft. Hierüber äussert sich nämlich die Verfasserin sehr wenig entschieden. Die Pleuralganglien entstehen nach ihr erst nach den Parietalganglien. Ueber die erste Anlage sagt sie: The cells at this stage are very small, and so loosely associated that it is difficult to distinguish them from mesodermic cells. I have no satisfactory evidence of their origin directly from the ectoderm, for, although I have found them at times very near to the ectoderm, I have never found them at any stage continuous with it. On the other hand, I have not seen conditions which would warrant the conclusion that the ganglia were the result of outgrowths from either of the pre-existing ganglia." In einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium heisst es: „The pleural ganglia are still inconspicuous, being composed of only a few scattered cells...." In Wirklichkeit lassen die dazu gehörigen Abbildungen schon sehr wenig an die Anlage eines Ganglions denken, die „few scattered cells" unterscheiden sich in keiner Weise von den zahlreichen zerstreuten Mesodermzellen, zwischen welchen sie liegen. Auch die Mitteilung: „According to my observations, all the ganglia, with the possible exception of the pleural, are derived directly from the ectoderm" in der Einleitung zeigt wohl, dass Miss Henchman sich bezüglich des Ursprungs der Pleuralganglien nur wenig gewiss fühlt.

Mehr entschieden äussert sich Schmidt über den Ursprung seiner „Visceralganglien", welche also mit den Pleural-, Parietal- und Visceralganglien der Prosobranchier übereinstimmen. Nach ihm entstehen sie als ein Paar solider Wucherungen des Epithels „auf der Hinterseite des Körpers, unter dem Darme", welche sich

bald mittels einer kräftigen Kommissur mit einander verbinden. Der in dieser Weise gebildete Komplex sollte also den fünf soeben aufgezählten Ganglien der Prosobranchier, nebst den dazwischen befindlichen Konnektiven entsprechen. Ich sehe keine Möglichkeit, diese Beschreibung mit meinen Befunden an *Littorina* in Uebereinstimmung zu bringen. Eine erneute Untersuchung nach dem Ursprung des Nervensystems der Pulmonaten, um die so sehr von einander abweichenden Angaben Henchman's und Schmidt's näher zu prüfen, wäre gewiss erwünscht.

Die eigentümliche Entstehungsweise des Pleuralganglions, nämlich als ein Auswuchs des Cerebralganglions führt uns von selbst zu einer kurzen Betrachtung des Verhältnisses dieser beiden Ganglien zu einander bei anderen Gastropoden. In der Tat ist dieses Verhältnis oft ein sehr inniges, welches grosse Aehnlichkeit mit den Verhältnissen aufweist, wie wir sie anfänglich auch bei *Littorina* antreffen. Bei den Cephalaspiden und den thecosomen Pteropoden z. B. finden sich die Pleuralganglien entweder den Cerebralganglien akkolliert, oder aber sie sind völlig mit denselben verschmolzen. Dasselbe ist der Fall bei den Heteropoden. Bei der primitiven *Pleurotomaria* ist gar kein Pleuralganglion da, die Pleurovisceralstränge entspringen aus den Cerebropedalkonnektiven in der Nähe der Hirnganglien. Auch bei den Lamellibranchiern sind Cerebral- und Pleuralganglion offenbar mit einander verschmolzen, bloss bei einigen Protobranchiern, wie z. B. *Nucula* (Pelseneer 1891) sind die Pleuralganglien noch deutlich erkennbar, obgleich sie den Cerebralganglien dicht anliegen. Bei *Leda*, *Malletia* und *Solemya* sind sie nur noch durch eine schwache Einschneidung von letzteren zu unterscheiden. Im allgemeinen bekommt man also mehr den Eindruck, dass es sich hier um eine sekundäre Verschmelzung zweier ursprünglich selbständigen Ganglien handle und nicht um eine primäre Zusammengehörigkeit, auf welche die bei *Littorina* beobachteten Vorgänge mehr hinzudeuten scheinen.

Während demnach anfänglich der spätere Schlundring bei *Littorina* links und rechts um den Pharynx herum verlief, gelangt

er jetzt hinter denselben. Die nämliche Erscheinung wurde auch von Sarasin bei *Bythinia* ganz richtig beobachtet. Unwillkürlich werden wir hierdurch an die Tatsache erinnert, dass bei den Monotocardiern die Cerebralcommissur hinter der Zungenmasse liegt, bei den Diotocardiern dagegen noch vor derselben. Auch bei mehreren Cephalaspiden ist letzteres der Fall. Offenbar hat eine phylogenetische Verschiebung der Cerebralganglien nach hinten stattgefunden, welche derjenigen, welche sich in der Ontogenie beobachten lässt, entspricht.

Das Auftreten der verschiedenen Ganglien erfolgt nach der Reihenfolge ihrer Grösse: die grösseren entstehen zuerst, die kleineren zuletzt. Das Visceralganglion ist jetzt an der Reihe. Es entsteht durch Wucherung der Wand der Mantelhöhle auf der linken Seite. Es liegt in der Mantelfalte oberhalb des Herzens, am weitesten entfernt von den übrigen Ganglien, von welchen es durch die tiefe Einschneidung getrennt ist, welche den Körper in Kopffuss und Eingeweidesack teilt (Fig. 70).

Es ist am Boden dieser Einschneidung, dass die Parietalganglien entstehen, welche viel kleiner sind als die bis jetzt behandelten Ganglien und denn auch später auftreten, etwa gleichzeitig mit den ebenfalls kleineren Buccalganglien. Das Auftreten beider fällt um das Stadium, dem Fig. 71 entnommen ist. Die äussere Gestalt des Embryos kommt dann schon nahezu überein mit derjenigen der Schneckchen, welche im Begriffe sind auszuschlüpfen, also mit Fig. 77. Namentlich ist die Einschneidung der Mantelhöhle dann dorsal schon ebenso tief wie in Fig. 77 und Textfig. 2 und reicht bis an den Musculus columellaris, und zwar über die ganze Breite. Denken wir uns jetzt eine Schnittenserie, welche etwa senkrecht zum tiefsten Abschnitt der Mantelhöhle geführt ist, so wird die letztere hierdurch als ein gerader, querer Schlitz getroffen, welche sich jederseits rechtwinklig nach vorn umbiegt und sich in dieser Weise in die seitliche Mantelhöhle fortsetzt. Bloss auf Schnitten, welche den allertiefsten Teil der Mantelhöhle treffen, nahe dem Musculus columellaris, besteht kein Zusammenhang mehr zwischen dem dorsalen und den beiden

seitlichen Teilen der Mantelhöhle, sodass hier an den Ecken zwei Stellen sind, wo die Mantelhöhle etwas weniger tief ist. Verfolgt man die Serie noch ein wenig weiter nach unten, so hört die Mantelhöhle auf, und wird der Musculus columellaris über seine ganze Breite tangential geschnitten.

Einen derartigen Schnitt durch den alleruntersten Teil der Mantelhöhle, hart über dem Musculus columellaris, stellt nun Fig. 73 dar. Als ein querer Spalt wird die dorsale Mantelhöhle getroffen, welche sich über die ganze Breite erstreckt, aber an den Ecken jederseits nicht mehr mit den seitlichen Abschnitten in Verbindung steht. Eben hier erfolgt nun die Bildung der Parietalganglien, als eine Wucherung der dorsalen Körperwand. Das rechte ist dem linken ein wenig voraus und liegt schon frei vom Ektoderm, während das linke noch mit demselben verbunden ist. An dem linken Parietalganglion liegt der Oesophagus, während die Lage der beiden Pleuralganglien durch Kombination dieses Schnittes mit einigen der nächstfolgenden angegeben ist. Die Lage und Gestalt dieser Ganglien ist völlig asymmetrisch. Das rechte ist beträchtlich in die Länge gezogen und dringt mit seinem verjüngten Ende zwischen dem Oesophagus und der dorsalen Körperwand vor. Das linke dagegen hat eine viel mehr gedrungene Gestalt und eine stumpfere Spitze, welche ventral vom Oesophagus nach innen gerichtet ist. Aus dieser Spitze wachsen Achsenzylinder in die Richtung des rechten Visceralganglions aus, als Anlage des Infraintestinalkonnektivs. Sie verlaufen also hart über den Musculus columellaris. In ihrer ersten Anlage sind diese Konnektive also bloss ganz kurz, besonders die Entfernung des rechten Pleural- vom linken Parietalganglion ist schon sehr gering, weil das Ende des ersteren dorsal vom Oesophagus fast bis zum Parietalganglion vordringt.

Gleichzeitig mit den Parietalganglien werden die beiden Buccalganglien angelegt. Die Mundhöhle weist in diesem Momente, wie schon oben erwähnt wurde, ein Paar nach unten gerichteter kleiner Aussackungen auf, deren Lage aus dem sagittalen, aber nicht medianen Schnitte durch die Zunge, in Fig. 72 wiedergegeben,

erhellt. Unterhalb des linken dieser beiden Aussackungen verläuft der Oesophagus, welcher bekanntlich nicht mehr median liegt. An der Spitze dieser paarigen Aussackungen wuchert jetzt wieder das Epithel zu einer keulenförmigen, soliden Zellenmasse hervor und erzeugt in dieser Weise die beiden Buccalganglien (Fig. 72). Die Buccalganglien stammen also schliesslich, wie SARASIN (1882) zuerst zeigte, vom Oesophagus her. Die eigentümliche, asymmetrische Gestalt und Lage der Pleuralganglien hat zur Folge, dass das rechte Pleuralganglion dem rechten Buccalganglion hart anliegt, aber dorsal von demselben, das linke Pleuralganglion ebenfalls das linke Buccalganglion fast berührt, aber ventral von demselben liegt. Nachdem die Buccalganglien sich vom Epithel gelöst haben, verschwinden die beiden Blindschläuche wieder. In diesem Stadium haben die beiden Cerebralganglien ihre Wanderung nach hinten noch nicht vollbracht, sie finden sich noch vor dem Zungenbulbus, gegenüber den Zungenknorpeln, und die Ausläufer, welche die Pleuralganglien erzeugen, greifen noch links und rechts um die Zungenmuskelmasse herum. Später aber, wenn die Cerebralganglien hinter die Zungenmuskelmasse wandern, kommen sie, wie aus Fig. 77 ersichtlich, nicht mehr gegenüber dem äusseren Abschnitt der Mundhöhle und die beiden Zungenknorpel, sondern gegenüber dem inneren Abschnitt der Mundhöhle, wo sich auch die Buccalganglien finden, zu liegen. Der Oesophagus zieht jetzt zwischen den Buccalganglien auf der ventralen Seite und die Cerebralganglien dorsal hindurch, wie aus der Rekonstruktion der Fig. 3 ersichtlich ist. Bald verbinden sich die beiden Buccalganglien wieder durch eine Kommissur: sie berühren einander median und auf der Berührungsstelle tritt ein Bündel Achsenzylinder aus dem Innern der einen in das andere Ganglion hinüber, und umgekehrt.

Schliesslich sind noch die beiden kleinen Ganglien zu erwähnen, welche sich an jedes Pedalganglion legen, das Postpedalganglion an die nach hinten gekehrte Spitze, das Infrapedalganglion an die Unterseite, nahe vor dem hinteren Ende. Diese beiden Ganglienpaare entstehen jedes für sich aus der Fusssohle, nach den Pedalganglien, und legen sich erst nachher den letzteren an,

worauf an der Berührungsstelle wieder ein Hinübertreten von Achsenzylindern erfolgt aus dem Innern des einen Ganglions in das andere. Zuerst treten die Postpedalganglien auf, noch ein wenig eher als die mittlere Fussfalte, aber an derselben Stelle. Die beiden Infrapedalganglien entstehen links und rechts in der vorderen Fussfalte in einem Stadium zwischen demjenigen der Fig. 70 und demjenigen der Fig. 71. Anfänglich findet man sie frei, eingebettet im Gewebe der Fusssohle, aber bald legen sie sich an die Pedalganglien und verbinden sich mit denselben.

Zusammenfassend können wir also sagen, dass sämtliche Ganglien gesondert auftreten, mit Ausnahme des Cerebral- und des Pleuralganglions, welche durch sekundäre Einschnürung einer gemeinsamen Anlage, des Cerebropleuralganglions, entstehen.

Hinsichtlich der Entstehung der Kommissuren und Konnektive gelange ich zu Ergebnissen, welche gänzlich abweichen von denjenigen meiner Vorgänger. Diese sehen nämlich jene Verbindungen auftreten und stellen sie dar als mehr oder weniger unregelmässige, anfangs wenig scharf umschriebene Stränge spindelförmiger Zellen, in Gestalt mit den überall zerstreuten Mesenchymzellen übereinstimmend, und welche sich zwischen den ersten Anlagen der verschiedenen Ganglien erstrecken, welche auch durch beträchtliche Zwischenräume getrennt werden. Es ist meine Ueberzeugung, dass sie sich hierin geirrt haben, und höchstwahrscheinlich Stränge von Mesenchymzellen, wie dieselben sich in der primären Leibeshöhle überall finden, für die erste Anlage von Kommissuren und Konnektiven gehalten haben.

In Wirklichkeit entstehen diese aber, wie ich schon einige Male beiläufig zu erwähnen Gelegenheit hatte, in der folgenden Weise. Bei ihrem ersten Auftreten stellen die Ganglien Haufen undifferenzierter Zellen dar, deren Plasma sich mit Hämatoxylin schwach und deren Kerne sich tiefer färben. Bald aber schwellen die Ganglien auf, während im Zentrum des Ganglions sich ein dichtes und äusserst feines Geflecht von Achsenzylindern entwickelt, welche sich fast nicht färbt und in welchem Geflecht sich keine Kerne mehr finden, der sog. Neuropil. Dieser nimmt bald

an Umfang zu, während die Kerne sich auf einer mächtigen Rindenschicht um das Neuropil herum anordnen. Das Protoplasma nimmt gar keinen Farbstoff mehr auf, sodass die sich scharf und dunkel färbenden Kerne in einem wasserhellen Medium eingebettet liegen, in dem keine Zellgrenzen mehr zu unterscheiden sind.

Kommissuren sah ich immer entstehen, indem infolge der kräftigen Anschwellung die beiden Ganglien eines Paares einander median berührten. An der Berührungsstelle tritt ein Strom von Nervenfasern aus dem Neuropil durch die kernhaltige Rindenschicht hindurch nach aussen und in das andere Ganglion hinüber. Die feine Grenzlinie, welche das ganze Ganglion umgiebt, wird an dieser Stelle durch den dichten Strom von Achsenzylindern durchbrochen.

Einigermassen verschieden verhalten sich die Konnektive. Die Ganglien, zwischen welchen die Konnektive entstehen, sind im Embryo zwar nicht weit von einander entfernt, berühren einander aber doch nicht. Ich habe wenigstens keine Berührung beobachtet. Auch hier tritt wieder ein Strom von Nervenfasern aus dem Neuropil durch die Kernschicht nach aussen und wächst auf das andere Ganglion zu. In dieser Weise sieht man z. B. aus der nach innen gekehrten Spitze der Pleuralganglien ein Bündel Achsenzylinder auswachsen nach dem Parietalganglion der anderen Seite, und ein derartiges Bündel aus den Pedalganglien austreten und längs der Aussenseite der Statocysten (Textfig. 3, S. 305) in die Richtung der Pleuralganglien auswachsen.

XIII. Torsion und Asymmetrie

Ich will hier nicht abermals die ganze Literatur über die Torsion und Asymmetrie der Gastropoden citieren. Eine klare Auseinandersetzung der hierher gehörigen Vorgänge wurde zuletzt von Naef (1911) gegeben.

Naef hebt, wie es vor ihm auch schon von Robert (1902) getan wurde, die grosse Uebereinstimmung im Körperbau, welche Gastropoden und Cephalopoden aufweisen, nicht bloss in den

Hauptzügen ihrer Organisation, sondern auch in untergeordneten Einzelheiten, hervor. Bei beiden lassen sich am Körper zwei Hauptabschnitte unterscheiden, der Kopffuss und der Eingeweidesack, durch ein schlankes bewegliches Mittelstück verbunden. Ebenso wie im Kopffuss stimmt auch die Lage der Organe des Eingeweidesackes in beiden Gruppen überein: die Retroflexion des Enddarmes, das Auftreten der Mantelfalte und die Bedeckung mit einer Schale finden wir bei beiden in derselben Form wieder. Nun wurde von NAEF beobachtet, wie bei verschiedenen Süsswasserpulmonaten und auch bei marinen Prosobranchiern Kopffuss und Eingeweidesack eine grosse Beweglichkeit zu einander aufweisen und vom Tiere selbst beträchtlich in bezug auf einander gedreht werden können. Besonders gut lässt sich diese Erscheinung nach meinen eigenen Beobachtungen bei der kleinen *Hydrobia ulvae* beobachten. Diese Schneckchen scheinen ihr Vergnügen daran zu haben, beim Kriechen mit ihren Schälchen lebhafte drehende Bewegungen auszuführen. An eine derartige physiologische Torsion knüpft NAEF jetzt seine Betrachtungen über die phylogenetische Torsion: er denkt sich in ähnlicher Weise die Gastropode aus einer Gastropoden-ähnlichen Form abgeleitet durch eine Torsion des ganzen Eingeweidesackes in Bezug auf den Kopffuss (oder umgekehrt) im Betrage von 180°. Eine derartige Torsion wurde von ihm, ebenso wie von Miss DRUMMOND, während der Entwicklung von *Paludina vivipara* in der Tat beobachtet. Eigentlich erst nach Beendigung der Torsion aber fängt die Schale an sich einzurollen, uud zwar in endogastrischer Weise, sodass wir annehmen müssen, dass die ursprüngliche Einrollungsweise, vor der Torsion, eine exogastrische war, ebenso wie bei den Cephalopoden, wie zuerst von PELSENEER (1892) bemerkt wurde. Embryonal aber ist bei *Paludina* vor der Torsion von einer Einrollung der Schale noch nicht die Rede.

Wohl ist dies, nach der Beschreibung ROBERT's, der Fall bei *Trochus*. Hier entwickelt sich der Eingeweidesack verhältnismässig schneller als der Kopffuss, und die Schale ist anfänglich deutlich exogastrisch eingerollt, während die Mantelfalte und -höhle

am meisten unter dem Fuss, also ventral, entwickelt sind. Erst verhältnismässig spät sehen wir den Kopffuss sich nach hinten drehen, sodass jetzt die Schale endo-anstatt exogastrisch eingerollt scheint und die Mantelhöhle sich dorsal findet.

Als die Ursache dieser phylogenetischen Torsion betrachtet Naef die primär exogastrische Einrollung der Schale zusammen mit der kriechenden Lebensweise der Schnecken. Diese Einrollung selbst betrachtet Naef als ursprünglich, nicht abzuleiten von einem ungewundenen, gestreckten Zustand, sondern einfach die Folge der ungleichen Wachstumsgeschwindigkeit am Vorder- und Hinterrande der Schalendrüse.

Aus dieser Torsion des Kopffusses gegenüber dem Eingeweidesack folgt nun von selbst die Kreuzung der Pleuroparietalkonnektive, die Chiastoneurie, während die Euthyneurie der Pulmonaten von Naef dadurch erklärt wird, dass hier die Parietalganglien längs der Pleuroparietalkonnektive und unter Verkürzung der letzteren auf die Pleuralganglien zu, also in den Kopffuss gewandert sind, wodurch sie ausserhalb des Gebietes der Torsion gelangt sind und die Chiastoneurie demnach aufgehoben ist. Die Ursache hiervon ist folglich in der stärkeren Konzentration des Nervensystems der Pulmonaten zu suchen. Bei den Opisthobranchiern dagegen entsteht die Euthyneurie durch eine wirkliche Detorsion infolge des Verzichtens auf die kriechende Lebensweise und des Verlustes der Schale.

Von der Torsion ist die Asymmetrie der Gastropoden zu unterscheiden. Während die Torsion allen zukommt, ist dies mit der Asymmetrie (das tordierte Mittelstück ausser Betrachtung gelassen) nicht der Fall. Denn bei den Bellerophontiden des Paläozoicums haben wir es mit Formen mit symmetrisch eingerollten Schalen zu tun.

Die asymmetrische Entwicklung der Leber ist ohne Zweifel auf die engen Windungen der Schale, auf die in die Länge gezogene Gestalt des Eingeweidesackes zurückzuführen, in derselben Weise wie auch bei anderen in die Länge gestreckten Tieren, namentlich bei den Schlangen, eine asymmetrische Entwicklung der Organe auftritt.

Die Asymmetrie der Gonaden schliesslich wird von Naef als

eine ganz unabhängige Erscheinung betrachtet, vielleicht schon älter als die übrigen Erscheinungen der Asymmetrie, und unter dem Einfluss des Auftretens der Kopulation entstanden, was immer, auch bei den Cephalopoden, mit dem Aufgeben der Paarigkeit der Abführungswege Hand in Hand geht.

In wiefern macht sich nun die Torsion in der Entwicklung von *Littorina* bemerkbar? Wie wir gesehen haben, lässt sich schon gleich konstatieren, dass im Stadium C der Embryo noch bilateral symmetrisch ist und dass der Enddarm ursprünglich median auf der Hinterseite auftritt und im Laufe der Entwicklung über die rechte Seite nach vorn wandert. Weiter, das auch der Magen und die Leber diese Drehung mitmachen; denn die anfangs durch kräftigeres Auswachsen der linken Magenwand auftretende Leber wächst zuerst nach links-vorn aus und gelangt schliesslich ganz rechts-hinter den Magen. Auffallend ist die Tatsache, dass die Asymmetrie der Leber schon auftritt bevor noch die Torsion angefangen hat, und dass sie ursprünglich eine Neigung zeigt, vorwärts auszuwachsen. Dies ist die einzige Andeutung einer ursprünglich exogastrischen Entwicklung des Eingeweidesackes, welche *Littorina* noch aufweist. Denn wenn der Eingeweidesack anfängt deutlich auszuwachsen, ist die Torsion schon grösstenteils vollendet: das Auswachsen findet gleich endogastrisch statt, wenngleich eine Abweichung nach links im ersten Anfang sehr deutlich ist. Es lässt sich denn auch nicht leicht beweisen, dass die Schale in der Tat eine derartige Drehung um 180° macht, als für das Entoderm so deutlich zu Tage tritt. Man würde z. B. die Annahme machen können, dass die Schale ursprünglich nicht exogastrisch, sondern wohl ganz gewiss endogastrisch eingerollt war und dass gerade diese endogastrische Einrollung, wodurch die ventralen Organe in die Enge gerieten, eine Verschiebung des Enddarmes und der Mantelhöhle nach vorn zur Folge hatten, wobei das Ende des Enddarms, noch nicht zum Anus durch das Ektoderm gedrungen, sich aktiv dem Ektoderm entlang fortbewegen müsste, und so über die rechte Seite sich hinterwärts verschieben.

Ich erwähne diese Annahme bloss, um die Möglichkeit dieser Deutung der beobachteten Vorgänge hervorzuheben; ohne damit sagen zu wollen, dass ich sie als wahrscheinlicher achte. Denn dazu spricht zu vieles für die andere Auffassung, welche in der Torsion die Erklärung sieht. Zu dieser lässt sich z. B. rechnen die grosse Uebereinstimmung, welche daraus folgen würde für den Körperbau der Gastropoden und Cephalopoden und welche sich denn auch auf die Richtung, in welche sich die Schale einrollt, in beiden Fällen nämlich exogastrisch, erstrecken würde. Weiter der Umstand, dass in ganz jungen Stadien eine exogastrische Aufrollung der Schale und eine darauf folgende Torsion um 180° sich tatsächlich bei *Trochus* beobachten lässt, wenngleich es zu bedauern ist, dass diese Torsion nicht auch an den inneren Organen studiert wurde. Für eine Stellenverwechslung der beiden Parietalganglien spricht weiter auch ein Vergleich des Nervensystems der Protobranchier mit einem orthoneuren Nervensystem, demjenigen der Lamellibranchier. In diesen beiden Gruppen können wir ohne Zweifel die Cerebropleural- und die Pedalganglien mit einander homolog stellen, während die beiden bei Lamellibranchiern hinter dem Fusse befindlichen Visceroparietalganglien mit den Parietal- und Visceralganglien der Prosobranchier sich vergleichen lassen, mit welchen auch ihr Innervationsbezirk übereinstimmt. Diese Ganglien nun liegen ventral und entstehen auch ventral, hinter dem Fusse, nach den übereinstimmenden Angaben der verschiedenen Untersucher, und dies spricht gewiss für die Annahme, dass auch bei den Prosobranchiern diese Ganglien ursprünglich ventral, hinter dem Fusse, lagen, und nicht dorsal, wo wir sie bei *Littorina* auftreten sahen, mit andren Worten, dass eine Verschiebung der Mantelhöhle von vorn nach hinten erfolgt ist, welche die Folge ist einer Drehung des ganzen Eingeweidesackes gegenüber dem Kopffuss (und umgekehrt).

Und in der Tat fehlt es schliesslich in der Entwicklung von *Littorina* doch auch nicht an Anweisungen, welche für eine solche Drehung sprechen. Deutlich ist z. B. in Fig. 59 der Einfluss einer gewissen Torsion bemerkbar, welcher der hier ge-

troffene hintere Abschnitt des Velums zu unterliegen scheint, und durch welche die Symmetrie gestört wird. Weiter sahen wir, wie die Mantelhöhle sich bei ihrem ersten Auftreten auf der rechten Seite des Embryos befindet und erst nachher auf die Vorderseite wandert, während zu gleicher Zeit die auswachsende Schale, anfangs deutlich nach links gerichtet, sich nach hinten kehrt. Die letzte Phase der Torsion lässt sich demnach noch beobachten.

Was schliesslich die Chiastoneurie betrifft, so wäre es gewiss interessant gewesen, wenn wir dieselbe im Laufe der Entwicklung aus einer anfänglichen Orthoneurie hätten entstehen sehen. Wenn aber die Ganglien auftreten — und namentlich die Ganglien, auf welche es hier ankommt: die Parietalganglien — ist aber die Torsion schon beendet. Die Parietalganglien, von denen wir also annehmen müssen, dass sie, in phylogenetischem Sinne, ursprünglich ventral, hinter dem Fusse, am Boden der hier bestehenden Mantelhöhle entstanden, nehmen jetzt dorsal am Boden der nach vorn gewanderten Mantelhöhle ihren Ursprung, das ursprünglich rechte links und das ursprünglich linke rechts.

Nun entstehen die Parietalganglien zwar in nächster Nähe der Grenze von Kopffuss und Eingeweidesack, aber doch an derjenigen Seite der tiefen Einschneidung, welche den Kopffuss begrenzt. Sie gehören demnach noch zum Kopffuss. Versuchen wir weiter genau die Gegend festzustellen, wo beim Embryo die Torsion stattgefunden hat, so zeigt sich, dass dies bloss eine ganz schmale Zone ist, zwischen den Statocysten, welche an ihrer Stelle geblieben sind, und der tiefen Einschneidung der Mantelhöhle gelegen, also in demjenigen Teil des Kopffusses, welcher gleichsam den Stiel bildet, mittels welchem er an dem Eingeweidesack befestigt ist. In diesem Teil finden sich eben die Pleuralganglien und die Visceralganglien. Letztere haben die Torsion ganz, erstere, welche mehr in der Grenzzone liegen, teilweise mitgemacht, wohlverstanden: in phylogenetischem Sinne, denn ontogenetisch entstehen sie erst nach Beendigung der Torsion, und es ist die Lage der Gewebe, aus denen sie entstehen und der benachbarten Gewebe, welche auch

ontogenetisch die Torsion mitgemacht haben, welche ihre Gestalt und Lage bestimmen.

Im Gebiet der Torsion findet sich weiter auch zum Teil die den Kopffuss und Eingeweidesack verbindende Muskelmasse. Naef äussert die Annahme, dass die letztere ursprünglich wie bei den Cephalopoden aus zwei lateralen Strängen, den Retraktoren des Kopffusses sich zusammengesetzt habe, welche links und rechts dorsal an der Schale befestigt waren. Hierzu lässt sich noch bemerken, dass auch bei den Lamellibranchiern die Retraktoren des Fusses paarig und dorsal an der Körperwand befestigt sind. Bei der Torsion muss jetzt einer dieser Muskeln, und zwar der rechte, verloren gehen, während der andere, und zwar der linke, als Musculus columellaris erhalten bleibt. Wie Naef dazu kommt zu meinen, der Musculus columellaris stelle hauptsächlich den rechten der ursprünglich paarigen Retraktoren dar, ist mir nicht deutlich, ebensowenig als seine Annahme, dass bei den symmetrischen, aber nach seiner Auffassung doch auch tordierten Bellerophontiden noch beide Retraktoren vorhanden gewesen waren. Gerade die Torsion muss, wie sich leicht einsehen lässt, den Verlust einer der beiden dorsal befestigten Muskeln zur Folge haben. Mit dieser Auffassung steht nun in bestem Einklang die oben erwähnte Tatsache, dass das proximale Ende des Musculus columellaris anfänglich deutlich links an der Schale angeheftet ist und erst später ventral zu liegen kommt. Dies bestätigt demnach den Schluss, dass der Musculus columellaris mit dem linken Fuss., bezw. Trichterretraktor der Lamellibranchier und Cephalopoden homolog ist. Dass indessen auch ein Teil des rechten Retraktors darin aufgenommen ist, namentlich der im Fusse befindliche distale Abschnitt desselben, erachte ich es sehr wahrscheinlich, weil dieser Teil der Anlage des Musculus columellaris sich, wie erwähnt, vom Anfang an über die ganze Breite des Fusses erstreckt.

Weil, wie oben erwähnt, die Torsion im Stiel des Kopffusses stattfindet, ist es also eigentlich richtiger zu sagen, der Kopffuss hätte eine Drehung um 180° über die linke Seite ausgeführt gegenüber Schale und Eingeweidesack, als dass der Eingeweide-

sack 180° über die rechte Seite gedreht ist in Bezug auf den Kopffuss. Dies ist denn auch in der Tat, wie ROBERT bemerkt, der Eindruck, den man bei der Betrachtung der aufeinanderfolgenden Stadien des Prozesses bei *Trochus* erhält.

Wie oben schon bemerkt wurde, wird schliesslich die Asymmetrie der Gonaden von NAEF als etwas unabhängiges betrachtet, unabhängig vom Herz-Nieren-Komplex. Während im letzteren Komplex die (ursprünglich) linke Hälfte atrophiert, geht bei den Gonaden eben die (urspr.) rechte verloren. Steht letzteres vielleicht in Zusammenhang mit der merkwürdigen Tatsache, auf S. 58 erwähnt, dass der rechte der beiden Teloblasten vom Enddarm in das Ektoderm gedrängt wird? Wenn es auch einigermassen befremden würde, dass die Asymmetrie der Gonaden demnach auf eine so völlig verschiedene Ursache zurückzuführen wäre als diejenige der übrigen Organe, lässt sich auf der anderen Seite doch auch wohl erwarten, dass der Verlust eines der beiden Teloblasten (sei es auch erst gegen das Ende der teloblastischen Mesodermproduktion) nicht ohne Einfluss auf die weitere Entwicklung der mesodermalen Organe sein würde. Eine entschiedene Antwort lässt sich vorläufig schwerlich geben.

XIV. **Herz, Niere und Gonade**

Meine Untersuchungen über dieses System von Organen haben noch nicht zu endgültigen Resultaten geführt, sodass meine Mitteilungen hierüber einen vorläufigen Charakter tragen. Da vor der Fixierung keine Betäubung angewendet wurde, haben die älteren Embryonen sich alle in ihre Schälchen zurückgezogen, was aber für das Studium der übrigen Organe keine Schwierigkeiten bereitet. Die Anlage des Herzens und der Niere indessen ist in der Regel zwischen den beiden Wänden der Mantelfalte, in deren Basis die erwähnten Organe sich finden, plattgedrückt, sodass das Studium dieses äusserst zarten Komplexes sehr erschwert wird. Dass auch andere Untersucher, welche sich mit ihrem Studium

beschäftigt haben, mit Schwierigkeiten zu kämpfen hatten, geht wohl aus ihren sehr abweichenden Resultaten hervor.

So viele Untersucher sich mit dem Studium der Entwicklung von Perikard, Herz, Niere und Gonade der Mollusken beschäftigt haben — und ihre Zahl ist nicht zu gering — in soviel verschiedenen Weisen entstehen und entwickeln sich nach ihren Angaben diese Organe, deren Bau bei den verschiedenen Gruppen immerhin eine unverkennbare Uebereinstimmung aufweist. Nach einigen entstammen sie dem Ektoderm, nach anderen sind sie mesodermaler Herkunft. Hier entsteht die Niere als eine Ausstülpung des Perikards, dort dagegen entstehen Niere und Perikard gleichzeitig neben einander. Bald entsteht das Herz als eine Einstülpung des Perikards, bald tritt das Herz zuerst auf und entsteht das Perikard durch Abspaltung um dasselbe herum. Fast alle denkbaren Variationen sind vertreten. In einer Hinsicht aber stimmen sämtliche Untersucher überein, nämlich darin, dass Perikard, Herz, Niere und Gonade aus einer gemeinsamen Anlage entstehen.

Eine Uebersicht über die Ergebnisse der verschiedenen Untersuchungen ist schon mehrmals gegeben, so von Otto und Tönniges (1906) und ich kann mich daher auf eine Verweisung an die letztere beschränken.

Ob die erste Anlage des Herz-Nierenkomplexes (die Gonade entsteht bei *Littorina* erst postembryonal) durch Anhäufung von Mesenchymzellen oder aber durch Delamination aus dem Ektoderm entsteht, lässt sich bei *Littorina* nicht leicht entscheiden. Wäre es nicht, dass mehrere Untersucher in letzter Zeit zu letzterem Schlusse gelangt sind, ich würde nicht an der mesodermalen Herkunft zweifeln. Von einer einigermassen umfangreichen Zellenanhäufung ist ja kaum die Rede, die erste Anlage besteht bloss aus einem wenig scharf begrenzten und unbedeutenden Zellenhäufchen, welches sich in keiner Weise von den fast überall anwesenden Mesenchymzellen unterscheidet, wie solche in vorhergehenden Stadien auch in der Nähe des Enddarms sich finden. Ihre Zahl ist unbedeutend und sie fallen eigentlich erst auf, wenn

sie anfangen ein Bläschen zu bilden. Von einer Einwucherung von Zellen aus dem Ektoderm habe ich nichts gespürt und ich sehe keinen einzigen anderen Grund eine solche anzunehmen, als eben den Umstand, dass mehrere Untersucher in letzter Zeit mehr oder weniger bestimmt behaupten, solch eine Wucherung beobachtet zu haben. Ich kann mir aber kaum denken, dass ein so winziges Zellenhäufchen aus anderen Zellen entstehe, als denjenigen, welche überall in der primären Leibeshöhle vorhanden sind und auch rings um den Enddarm in vorhergehendem Stadium nicht fehlen. Ein Lumen wird zuerst sichtbar im Stadium der Fig 70. Der Enddarm verläuft in querer, horizontaler Richtung von links, wo der Magen liegt, über die Leber nach rechts, wo er mündet. Ueber diesem horizontalen Abschnitt des Enddarms, in der Mantelfalte, tritt das oben erwähnte, äusserst zarte Bläschen auf, welches nach aussen sehr dünnwandig ist, während an der Innenseite desselben noch eine mehr kompakte Zellenanhäufung liegt. Dieses Bläschen wird zur künftigen Niere. Mit Gewissheit kann konstatiert werden, dass die Niere nicht erst später aus einer Ausstülpung des Perikards entsteht, sondern das zuerst auftretende Bläschen ist, welches zwischen den beiden Wänden der Mantelfalte, über dem Enddarme, liegt in einem in sagittalem Durchschnitt des Embryos dreieckigen Raum. In derselben Weise sah ich (1910) auch bei *Mytilus edulis* die beiden jederseits des Enddarms zuerst auftretenden Bläschen zu den Nieren werden.

Ueber die Entwicklung des Herzens kann ich nur wenig bestimmtes sagen. Im Stadium, dem Fig. 65 entnommen ist, findet man schräg links unter dem Nierenbläschen, an der Innenseite desselben ein zweites Bläschen, welches auf dem horizontalen Abschnitt des Enddarmes ruht. Es ist womöglich noch zarter und dünnhäutiger als das Nierenbläschen, welches indessen grösser geworden ist. Eine Verbindung zwischen beiden konnte nicht festgestellt werden. Ich vermute, dass dieses zweite Bläschen, die Anlage von Herz und Perikard, sich aus der mehr kompakten Zellenanhäufung gebildet hat, welches im vorhergehenden Stadium der Innenseite des eben aufgetretenen Nierenbläschens anliegt.

Nicht völlig ausgeschlossen ist sogar die Möglichkeit, dass diese Zellenanhäufung schon ein Bläschen sein sollte, aber plattgedrückt zwischen den umliegenden Geweben (Epithel der Mantelfalte, Enddarm, Nierenbläschen), wie das auch mit dem Nierenbläschen öfters der Fall ist. Unabweisbar ist jedenfalls der Schluss, dass das Nierenbläschen nicht aus einer Ausstülpung des Perikards entsteht.

Bei Schneckchen, welche im Begriffe sind auszuschlüpfen, pocht das Herz schon regelmässig und bei der Betrachtung der lebendigen Tiere zeigt sich, dass es einen nicht unbeträchtlichen Umfang besitzt. Auf Schnitten fand ich es aber immer stark kontrahiert und schwerlich zu studieren. Das Perikard findet sich noch immer an derselben Stelle, wie das zuletzt geschilderte Bläschen im vorhergehenden Stadium, links unten und auf der Innenseite des Nierenbläschens. In demselben findet sich das Herz, aber über dessen Entstehung vermag ich keine Angaben zu machen, weil ich über keine Zwischenstadien unter meinem Material verfügte. Das Nierenbläschen ist indessen noch grösser und besonders kräftiger geworden, wie aus Fig. 77 hervorgeht. Die Wand ist nicht mehr so äusserst dünnhäutig als in vorhergehenden Stadien, sondern setzt sich aus einem ziemlich mächtigen Epithel zusammen, dessen Zellen hier und da nach innen vorspringende Fortsätze aufweisen, als eine erste Andeutung ihrer drüsigen Natur.

In postembryonalen Stadien werden diese verschiedenen Organe viel kräftiger und lassen sich dann leichter studieren. In der Wand des Herzens entwickelt sich eine grosse Zahl kurzer Muskelchen, welche einander in allen Richtungen kreuzen. Nur das Perikard bleibt äusserst dünnhäutig.

Dennoch ist es aus diesem äusserst zarten Perikard, dass sich die Gonaden entwickeln, über deren Auftreten ich wieder mit mehr Bestimmtheit sprechen kann als über die Bildung von Herz und Perikard. Die Gonaden entwickeln sich erst sehr spät, postembryonal, wenn das Schneckchen schon geraume Zeit ein freies Leben geführt hat und beträchtlich gewachsen ist. Der Enddarm ist verhältnismässig dünner geworden und hierdurch stösst das Perikard auf der Innenseite auf die Leber. An der

ganzen der Leber zugewendeten Oberfläche des Perikards tritt jetzt eine Wucherung des äusserst zarten Häutchens auf, und eine dichte Masse kleiner Zellchen mit intensiv sich färbenden Kernen wird hierdurch erzeugt. Einer zähen Flüssigkeit ähnlich sucht diese dichte, homogene Zellenmasse vom Perikards aus, von woher sie fortwährend angefüllt wird, sich einen Weg zwischen den Lappen der Leber, und strömt gleichsam in dieser Weise in verschiedene Richtungen weiter, überall eindringend, wo nur eine Lücke ist zwischen den Leberlappen. An der Nierenwand dagegen ist von einer derartigen Wucherung nicht die Rede. Erst später bildet sich eine deutliche Wand um die lappige Gonade herum und entsteht im Innern ein Lumen, indem dort die Zellenmasse in Spermatozoen oder in Eier übergeht. Die weitere Differenzierung, die Bildung des Ausfuhrganges u. s. w., wurde von mir nicht mehr verfolgt.

Meine Beobachtungen über das Auftreten der Gonaden weisen mit denjenigen Otto's und Tönniges' eine grosse Uebereinstimmung auf. Bei *Paludina* tritt aber die Anlage der Gonade nach diesen Autoren in einem viel früheren embryonalen Stadium auf. Dies ist bei *Littorina* immerhin gewiss nicht der Fall: bei Schneckchen, deren Dimensionen zeigen, dass sie schon geräumige Zeit frei gelebt haben, lässt sich noch immer nichts bemerken von der Perikardwucherung, durch welche die Gonaden gebildet werden. Erst wenn das Schneckchen einige Millimeter gross ist, tritt letztere auf.

CITIERTE LITERATUR

1. Balfour, F. M., 1875, „A comparison of the early stages in the development in Vertebrates". Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 16.
2. Blochmann, F., 1881, „Ueber die Entwicklung der *Neritina fluviatilis* Müll". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 36, 1882.
3. Block, I., 1896, „Die embryonale Entwicklung der Radula von *Paludina vivipara*". Jen. Zeitschr. Bd. 30.
4. Bobretzky, N., 1877, „Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden". Arch. mikr. Anat. Bd. 13.
5. Boutan, L., 1886, „Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle". Arch. Zool. expér. (2) Vol. 3 *bis*.
6. Braem, F., 1894, „Ueber den Einfluss des Druckes auf die Zellteilung und über die Bedeutung dieses Einflusses für die normale Eifurchung". Biol. Centralbl. Bd. 14.
7. Bronn, H. G., 1862—1866, „Klassen und Ordnungen der Weichthiere". Bd. 3, Abt. 2.
8. Bütschli, O., 1877, „Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. I Zur Entwicklungsgeschichte von *Paludina vivipara*". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 29.
9. Carrière, J., 1882, „Die Fussdrüsen der Prosobranchier u. s. w.". Arch. mikr. Anat. Bd. 21.
10. Casteel, D. B., 1904, „The Cell-lineage and early larval Development of *Fiona marina*, a nudibranch Mollusk". Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., Vol. 66.
11. Caullery und Pelseneer, P., 1911, „Sur la ponte et le développement du Vignot" (*Littorina littorea*). Bull. scient. de la France et de la Belgique (7) T. XLIV.

12. Child, C. M., 1900, „The early Development of *Arenicola* and *Sternaspis*". Arch. Entw. mech. Bd. 9.

13. Conklin, E. G., 1897, „The Embryology of *Crepidula*". Journ. Morph. Vol. 13.

14. Conklin, E. G., 1907, „The Embryology of *Fulgur*". Proc. Acad. Nat. Sc. Philad.

15. Crampton, H. E., 1894, „Reversal of Cleavage in a sinistral Gasteropod". Ann. N. Y. Acad. of Sc. Vol. 8.

16. Delsman, H. C., 1910, „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Oikopleura dioica*", Verhandl. Rijksinst. Onderz. d. Zee. Vol. 3, 2.

17. Delsman, H. C., 1910, „De voortplanting van de mossel". Versl. Staat Nederl. Zeevisscherijen, 1910. Extra bijlage.

18. Delsman, H. C., 1912, „Weitere Beobachtungen über die Entwicklung von *Oikopleura dioica*". Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. (2) Vol. 12.

19. Delsman, H. C., 1912, „Ontwikkelingsgeschiedenis van *Littorina obtusata*". Inaug. Diss., Amsterdam.

20. Delsman, H. C., 1913, „Der Ursprung der Vertebraten". Zool. Anz. Bd. 41.

21. Delsman, H. C., 1913, „Der Ursprung der Vertebraten, eine neue Theorie". Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 20.

22. Delsman, H. C., 1913, „Over de voortplanting van de alikruik (*Littorina littorea*)". Mededeelingen over Visscherij, XX.

23. Delsman, H. C., 1913, „Ist das Hirnbläschen des *Amphioxus* dem Gehirn der Kranioten homolog?" Anat. Anz. Bd. 44.

24. Eisig, H., 1899, „Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden". Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 13.

25. Erlanger, R. von, 1891, „Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*". Morph. Jahrb. Bd. 17.

26. Erlanger, R. von, 1892, „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. I. Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. 10.

27. Fol, F., 1880, „Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés". Arch. Zool. expér. gén. Vol. 8.

28. Griffin, B. B., 1899, „Studies on the Maturation, Fertilization and Cleavage of *Thalassema* and *Zirphaea*". Journ. Morph. Vol. 15.

29. Grobben, C., 1908, „Die systematische Einteilung des Tierreiches". Verhandl. zool.-botan. Ges. Wien, 1908.

30. Häcker, V., 1892, „Die Furchung des Eies von *Aequorea Forskalea*". Arch. mikr. Anat. Bd. 40.

31. Heath, H., 1899, „The Development of *Ischnochiton*". Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Vol. 12.

32. Henchman, A. P., 1890, „The Origin and Development of the central nervous System of *Limax maximus*". Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 20.

33. Hertwig, O., 1877, „Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies". Morph. Jahrb. Bd. 3.

34. Heymons, R., 1893, „Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea* Lam". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 56.

35. Holmes, S. J., 1897, „The Cell-lineage of *Planorbis*". Zool. Bull. Vol. 1.

36. Holmes, S. J., 1900, „The early Development of *Planorbis*". Journ. Morph. Vol. 16.

37. Houssay, F., 1884, „Recherches zur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes". Arch. Zool. expér. gén. Vol. 2, 2.

38. Jennings, H. S., 1896, „The early Development of *Asplanchna Herrickii* de Guerne". A Contribution to developmental Mechanics". Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 30.

39. Kofoid, C. A., 1894, „On some Laws of Cleavage in *Limax*". Proc. Amer. Acad. of Arts & Sc. N. S. Vol. 21.

40. Korschelt, E. und Heider, K., 1910, „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere". Allgem. Teil, Cap. 8.

41. Kostanecki, K., 1898, „Die Befruchtung des Eis von *Myzostoma glabrum*". Arch. mikr. Anat. Bd. 51.

42. Lillie, F. R., 1895, „The Embryology of the Unionidae". Journ. Morph. Vol. 10.

43. Lillie, F. R., 1899, „Adaptation in Cleavage". Woods Hole Biol. Lectures.

44. Mead, A. D., 1897, „The early Development of marine Annelids". Journ. Morph. Vol. 13.

45. Meisenheimer, J., 1896, „Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. Teil I: Furchung und Keimblätterbildung". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 62.

46. Meisenheimer, J., 1898, „Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. Teil. II: Die Larvenperiode". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 63.

47. Meisenheimer, J., 1901, „Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 69.

48. Morgan, T. H., and Hazen, A. P., 1900, „The Gastrulation of *Amphioxus*". Journ. Morph. Vol. 16.

49. Naef, A., 1911, „Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. I. Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden". Ergebn. und Fortschr. der Zool. Bd. 3, 2.

50. Obst, P., 1899, „Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 66.

51. Otto, H. und Tönniges, C., 1906, „Unterschungen über die Entwicklung von *Paludina vivipara*". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 80.

52. Patten, W., 1886, „The Embryology of *Patella*". Arb. Zool. Inst. Wien. Vol. 6.

53. Pelseneer, P., 1892, „Introduction à l'étude des Mollusques". Mém. Soc. malac. Belg. Vol. 27.

54. Pelseneer, P., 1911, „Recherches sur l'embryologie des Gastropodes". Mém. Acad. Roy. de Belgique. Serie 2, Vol. 3.

55. Robert, A., 1902, „Recherches sur le développement des Troques". Arch. Zool. expér. (3) Vol. 10.

56. Rössler, R., 1885, „Die Bildung der Radula bei den cephaphoren Mollusken". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 41.

57. Rottmann, G., 1901, „Über die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken". I. Die Entwicklung der Radula bei den Cephalopoden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 70.

58. Salensky, W., 1872, „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 22.

59. Sarasin, P., 1882, „Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*". Arb. Zool. Inst. Würzburg, Bd. 6.

60. Schaffer, J., 1903, „Über das vesikulöse Stützgewebe". Anat. Anz. Bd. 23.

61. Schaffer, J., 1910, „Über das Verhältnis des Chordagewebes zum Knorpelgewebe". Anat. Anz. Bd. 37.

62. Schmidt, F., 1888, „Die Entwicklung des Fusses der Succineen". Sitz. Dorpat Naturf. Ges. Vol. 8.

63. Schmidt, F., 1891, „Studien zur Entwicklungsgeschichte der Pulmonaten". I. Die Entwicklung des Nervensystems. Inaug. Diss. Dorpat.

64. Souleyet, 1852, „Voyage autour du monde sur la Corvette „La Bonite". Zoologie par Eydoux et Souleyet. Vol. 2.

65. Thiele, J., 1897, „Beiträge zur Kenntnis der Mollusken". III. Über Hautdrüsen und ihre Derivate. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 62.

66. Tönniges, C., 1896, „Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 61.

67. Torrey, J. C., 1903, „The early Embryology of *Thalassema melitta* Conn.". Ann. N. Y. Acad. Sc. Vol. 14.

68. Tschachotin, S., 1908, „Die Statocyste der Heteropoden". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 90.

69. Wheeler, W. M., 1895, „The Behaviour of the Centrosomes in the fertilized Egg of *Myzostoma glabrum*". Journ. Morph. Vol. 10.

70. Wierzejski, A., 1897. „Über die Entwicklung des Mesoderms bei *Physa fontinalis*". Biol. Centralbl. Bd. 17.

71. Wierzejski, A., 1905, „Embryologie von *Physa fontinalis* L.". Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 83.

72. Wilson, E. B., 1892, „The Cell-lineage of *Nereis*". Journ. Morph. Vol. 6.

73. Wilson, E. B., 1898, „Cell-lineage and ancestral Reminiscence". Ann. N. Y. Acad. Sc. Vol. 11.

72. Wilson, E. B., 1902, „The Cell in Development and Inheritance" (2nd ed. 1911).

73. Wilson, H. V., 1894, „Observations on the Gemmule and Egg-development of Marine Sponges". Journ. Morph. Vol. 9.

ERKLÄRUNG DER TAFELN

Alle Abbildungen, ausgenommen diejenigen, bei welchen die Vergrösserung angegeben ist, sind bei einer Vergrösserung von 430 × angefertigt, und nachher auf $^3/_4$ reproduziert. Dies gilt sowohl für die Totalpräparate als für die Schnitte, auch für den optischen Schnitt der Fig. 40. Immer wurde ABBE's Zeichenapparat benutzt.

Fig. 1. Frisch abgelegtes Ei, mit Keimbläschen und Nucleolus.
„ 2. Frisch abgelegtes Ei, mit erster Reduktionsspindel und Nucleolus (*nucl.*).
„ 3. Etwas weiter vorgeschrittenes Stadium
„ 4. Ei nach den Reduktionsteilungen, mit zwei Kernen.
„ 5. Die beiden Kerne legen sich aneinander.
„ 6. Stadium 4, *pol* = Richtungskörperchen.
„ 7. „ 8, „ „
„ 8. „ 16.
„ 9. „ 24, Bildung des Mesentoblasten.
„ 10. „ 25, von animalen Pole. Mit punktierter Linie sind die Zellen der Hinterseite angegeben (Fig. 11).
„ 11. Dasselbe Ei, vegetative Seite.
„ 12. Dasselbe Ei, seitlich. Mit unterbrochener Linie ist der optische Längsschnitt angedeutet.
„ 13. Uebergang 25—49. Teilung der oberen Zellen des 1en Quartettes.
„ 14. Uebergang 25—49. Teilung der Zellen des zweiten Quartettes, seitlich.
„ 15. Uebergang 25—49. Teilung der Zellen des dritten Quartettes, animale Seite.
„ 16. Dasselbe Ei von der vegetativen Seite, Teilung der Mesentoblasten.

Fig. 17. Stadium 49, animale Seite.
„ 18. Dasselbe Ei, vegetative Seite.
„ 19. Uebergang 49—65. Vegetative Seite, Teilung der Mesentoblasten.
„ 20. Uebergang 49—65, nächstes Stadium, animale Seite.
„ 21. Stadium 65, animale Seite.
„ 22. Dasselbe Ei, vegetative Seite.
„ 23. Uebergaug zum Stadium 81, animale Seite.
„ 24. Dasselbe Ei, vegetative Seite.
„ 25. Uebergang von 84 zu 105 Zellen, animale Seite.
„ 26. Bildung des 5. Quartettes, Wegsinken der Teloblasten von der Eioberfläche.
„ 27. Stadium von 121 Zellen, animale Seite.
„ 28. Plakula-Stadium, animale Seite, etwa 140 Zellen.
„ 29. Dasselbe Ei, vegetative Seite.
„ 30. „ „ medianer Schnitt, 5 μ.
„ 31. Anfang der Einkrümmung, animale Seite, etwa 160 Zellen.
„ 32. Dasselbe Ei, vegetative Seite.
„ 33. „ „ medianer Querschnitt, $6^1/_2$ μ.
„ 34. „ „ ein anderer Schnitt aus derselben Serie, durch die beiden Teloblasten (die punktierten Zellen sind aus den angrenzenden Schnitten eingetragen).
„ 35. Ähnliches Ei, vegetative Seite.
„ 36. „ „ medianer Längsschnitt, durch den Teloblasten und die Mutterzelle des Ekto-Mesoderms $3\,b^{221}$.
„ 37. Gastrula, aminale Seiie. Vergr. $\times$ 690, reprodr. $\times$ $^1/_2$.
„ 38. Ähnliches Ei, vegetative Seite. *Troch* = Trochoblasten.

ABKÜRZUNGEN.

ap. cpl. — apicale Zellplatte, *a. vpl.* — hintere Fussfalte, *bl.* — Blastoporus, *bucc.g.* — Buccalganglion, *cerebr.g.* — Cerebralganglion, *comm.* — Kommissur, *conn.* — Konnectiv, *dw. vpl.* — quere Fussfalte, *ed.* — Enddarm, *ekt.* — Ektoderm, *ent.* — Entoderm, *infraped.* — Infrapedalganglion, *insn.* — Einschnürung, welche Kopffuss und

Eingeweidesack trennt, *lev.* — Leber, *l.kl.* — Lippendrüse, *l. tel.* — linker Teloblast, *m.* (*mes.*) — Mesoderm, *ma.* — Magen, *ma.h.* — Mantelhöhle, *man.* — Mantelrand, *musc.* (= *v. sp.*) — Musculus columellaris, *nephr.* — Nephrocyt, *ni* — Niere, *o.* — Auge, *od.bl.* — Odontoblasten, *oes.* — Oesophagus, *op.*, *operc.* — Operculum, *par.* — Parietalganglion, *ped.g.* — Pedalganglion, *pha.* — Pharynx, *pleur* — Pleuralganglion, *postped.* — Postpedalganglion, *pol.* — Richtungskörper, *pr. m.* — primäres Mesoderm, *rad.* — Radulatasche, *r. tel.* — rechter Teloblast, *sch.kl.* — Schalendrüse, *sec. m.* — secundäre Mesodermzelle, *stat.* — Statocyst, *Tel.* — Teloblasten, *tent.* — Tentakeln, *t.kr.* — (Anlage) Zungelknorpel, *t.kr. II* — Anlage äusserer Zungenknorpel, *t.m.* — Anlage Zungenmuskulatur, *t.sp.* — Zungenmuskeln (1, 2, 3, 4 verg. Text.), *vel.* — Velum, *visc.g.* — Visceralganglion, *ro.* — Fuss, *v.sp.* (= *musc.*) — Fussmuskel, *r. rpl.* — vordere Fussfalte, *z.pl.* — Sinnesplatte.

Fig. 39. Gastrula, vom animalen Pol, mit Fortlassung des (sehr durchsichtigen) Ektoderms, sodass dass Ento- und Mesoderm gleichsam entblösst zu liegen kommen. Kerne der Mesodermzellen punktiert.

„ 40. Dasselbe Ei, optischer Längsschnitt.

„ 41. Etwas ältere Gastrula, Längsschnitt, 5 μ.

„ 42. Stadium B, verg. $\times$ 690, reprod. $\times$ $^1/_3$.

„ 43. „ B, Längsschnitt, 5 μ.

„ 44. „ B, Querschnitt, nach Fig. 43 *ab*, 5 μ.

„ 45. „ B, „ „ „ 43 *cd*, 5 μ.

„ 46. „ C, vergr. $\times$ 437, reprod. $\times$ $^1/_4$.

„ 47. „ C, Längsschnitt, $6^1/_2$ μ.

„ 47a. „ C, „ , Bildung des Enddarms, $6^1/_2$ μ. Vergr. $\times$ 690, reprod. $\times$ $^1/_2$.

„ 48. „ C-D, Rückgang der Schalendrüseneinstülpung.

„ 49. „ D, Längsschnitt, 5 μ.

„ 50. „ D, dieselbe Serie, Anlage des Statocysten.

„ 51. „ D, Querschnitt. Der Enddarm drängt den rechten Teloblasten in das Ektoderm, 5 μ.

Fig. 52. Stadium D-E, Längsschnitt durch den rechten Teloblasten, $7^1/_2$ μ. Vergr. × 690, reprod. × $^1/_2$.

„ 53. „ D-E, dieselbe Serie, 2 Schnitte nach links, linker Teloblast. Vergr. × 690, reprod. × $^1/_2$.

„ 54. „ E, Längsschnitt, $7^1/_2$ μ.

„ 55. „ E, dieselbe Serie, Durchbrechen des Enddarms.

„ 56. „ E, „ „ , Statocyst. Vergr. × 690, reprod. × $^1/_2$.

„ 57. „ E, Querschnitt durch das Velum.

„ 58. „ E, dieselbe Serie, einige Schnitte tiefer.

„ 59. „ F, Querschnitt durch den Eingeweidesack, Anfang der Torsion.

„ 60. „ G, vergr. × 134, reprod. × $^1/_2$.

„ 61. „ G, Längsschnitt.

„ 62. „ G, Querschnitt durch den Kopffuss.

„ 63. „ G, dieselbe Serie, Querschnitt durch den Eingeweidesack. Torsion. Die Pfeile bezeichnet die Medianlinie des Kopffusses.

„ 64. „ G-H, Querschnitt (vergl. Fig. 62). Entstehung des Pedalganglions auf der Grenze von Velum und Fuss. 6 μ. Vergr. × 690, reprod. × $^1/_2$.

„ 65. „ H, Längsschnitt. Mit punktierter Linie ist angedeutet der Umriss des Pedalganglions und des Statocysten, wie dieselben sich auf anderen Schnitten dieser Serie finden.

„ 66. „ H, Querschnitt durch den Eingeweidesack. $6^1/_2$ μ. Torsion vollendet. Pfeile als in Fig. 63.

„ 67. „ H, dieselbe Serie. Querschnitt des Oesophagus. Vergr. × 690, reprod. × $^1/_2$.

„ 68. „ H, dieselbe Serie. Querschnitt des Oesophagus, tiefer. Vergr. × 690, reprod. × $^1/_2$.

69. „ H, dieselbe Serie. Querschnitt des Oesophagus, noch tiefer. Vergr. × 690, reprod. × $^1/_2$.

„ 70. „ I, Längsschnitt. Der untere, punktierte Abschnitt des Oesophagus ist aus den benachbarten Schnitten eingetragen. Vergr. × 437, reprod. × $^2/_5$.

Fig. 71. Stadium K. Medianer Längsschnitt durch die Radulatasche 6 $^1/_2$ μ Vergr. $\times$ 690, reprod. $\times$ $^1/_2$.

„ 72. „ K, dieselbe Serie, einige Schnitte nach aussen, durch die Zungenmuskelmasse. Entstehung des Buccalganglions. Vergr. $\times$ 690, reprod. $\times$ $^1/_2$.

„ 73. „ K, Querschnitt. Entstehung der Parietalganglien und der Pleuroparietalkonnective.

„ 74. Erwachsener Embryo, Längsschnitt des Fusses. 1, 2, 3, Fussdrüsen, s. Text.

„ 75. „ „ Querschnitt der Zungenmuskulatur. Vergr. $\times$ 690 reprod. $\times$ $^1/_2$.

„ 76. „ „ Auge. Vergr. $\times$ 690, reprod. $\times$ $^1/_2$.

„ 77. „ „ Nicht medianer Längsschnitt, 5 μ. Vergr. $\times$ 690, reprod. $\times$ $^1/_2$.

Die drei graphischen Furchungstabellen (S. 183) haben ihren Platz hinter den Tafeln gefunden.

Fig. 1

Fig. 4

Fig. 5

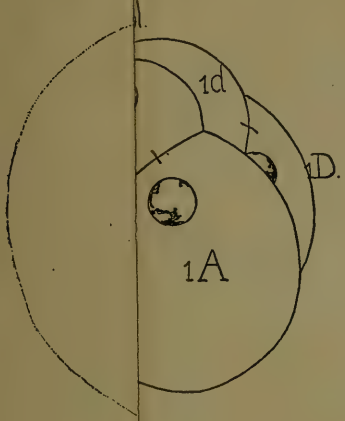


Fig. 8

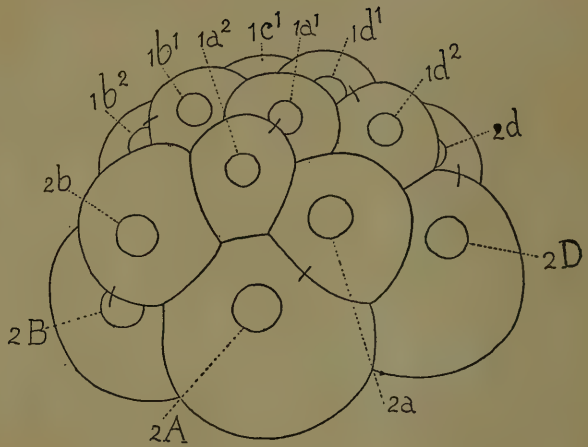
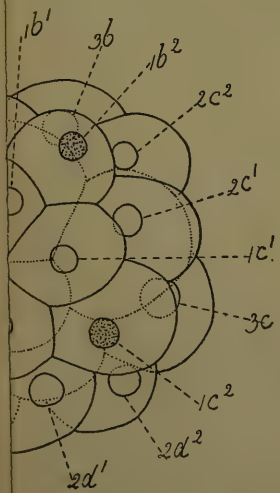


Fig. 11



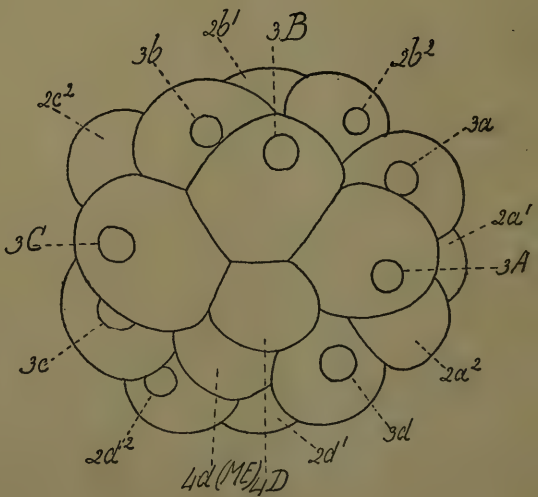


Fig. 1

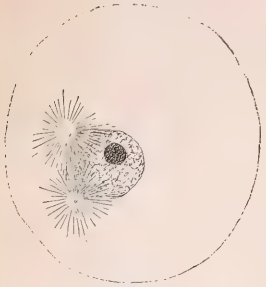


Fig. 2

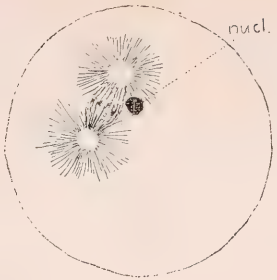


Fig. 3

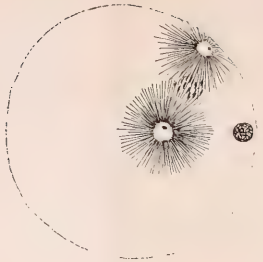


Fig. 4

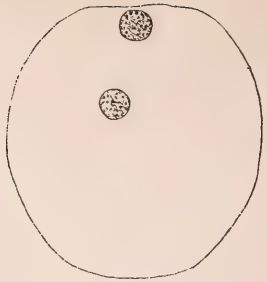


Fig. 5

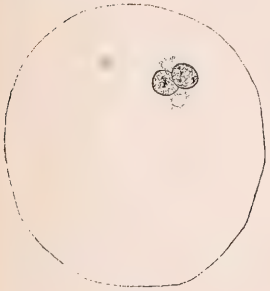


Fig. 6

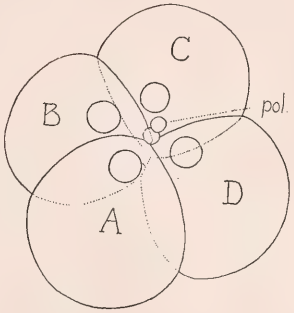


Fig. 7

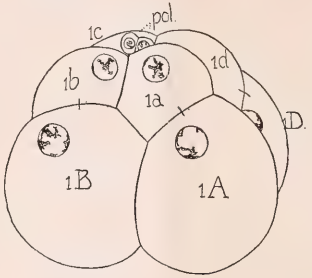


Fig. 8

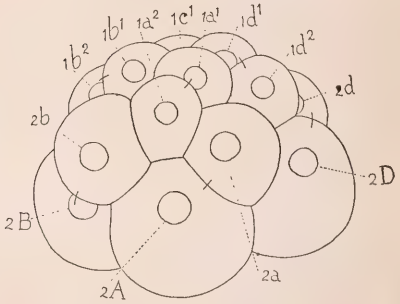


Fig. 9

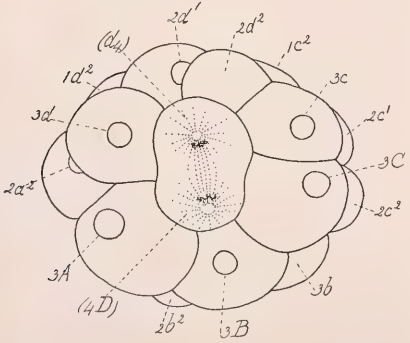


Fig. 10

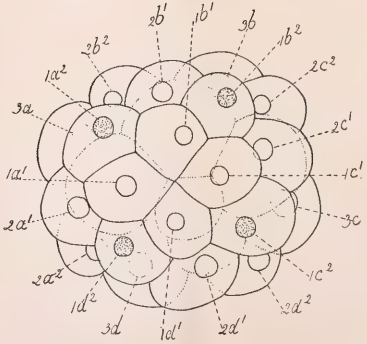


Fig. 11

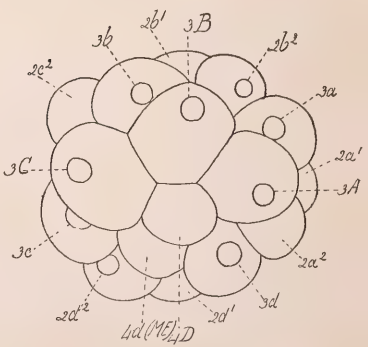


Fig. 1

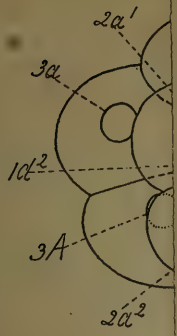


Fig. 14

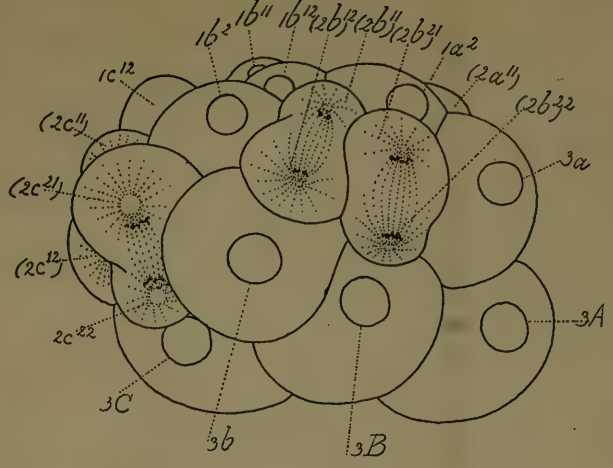


Fig. 15

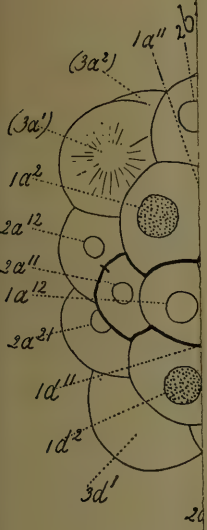


Fig. 17

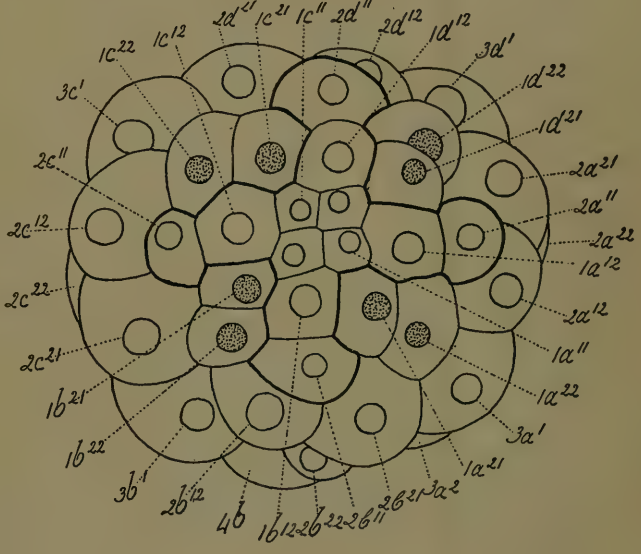


Fig. 18

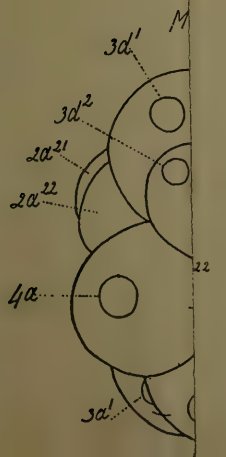


Fig. 21

Fig. 12

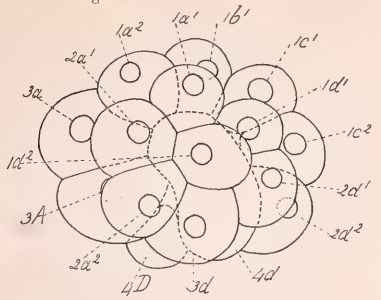


Fig. 13

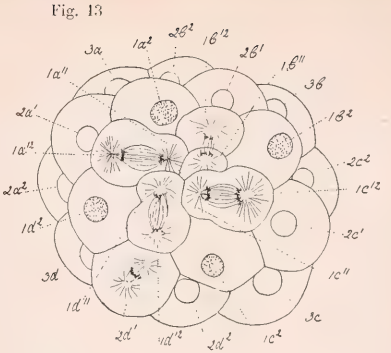


Fig. 14

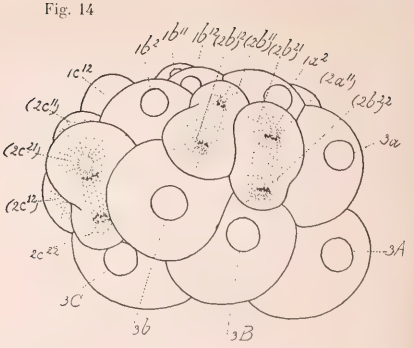


Fig. 15

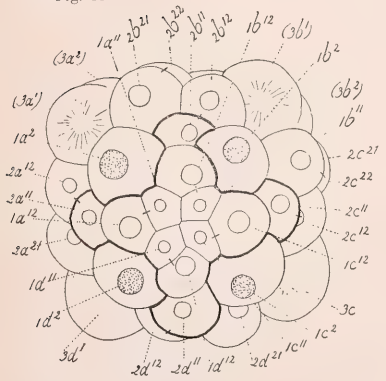


Fig. 16

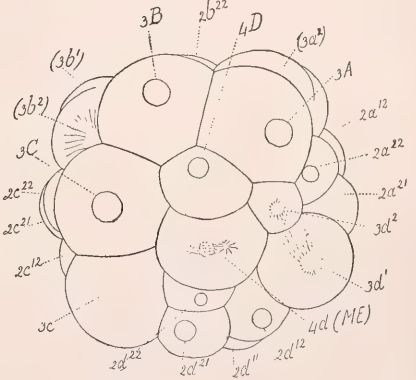


Fig. 17

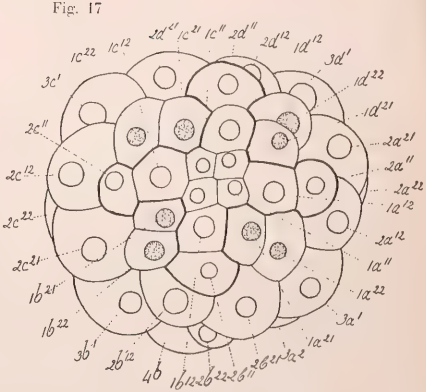


Fig. 18

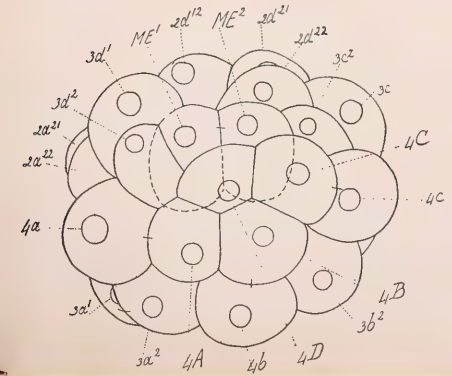


Fig. 19

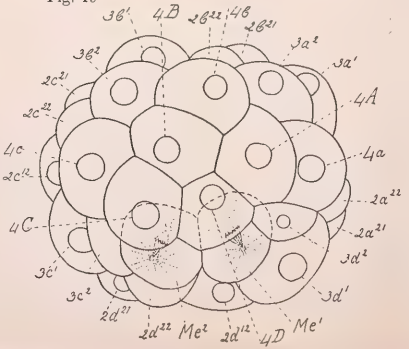


Fig. 21

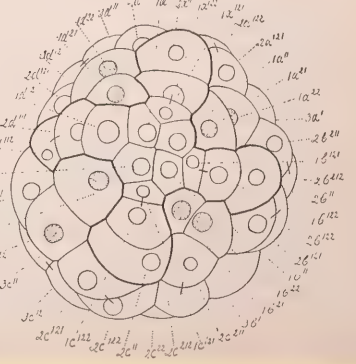


Fig. 20

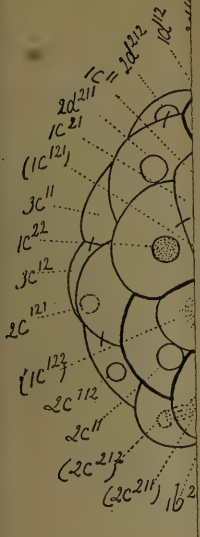


Fig. 23

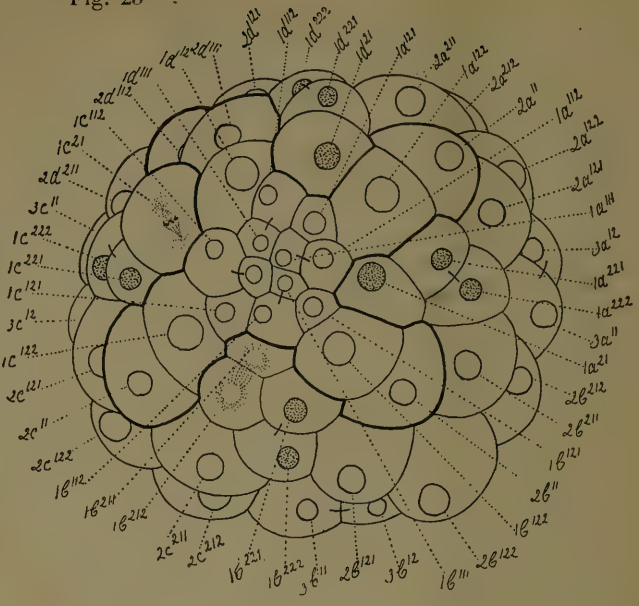


Fig. 24

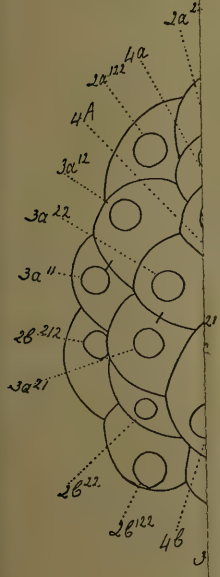


Fig. 26

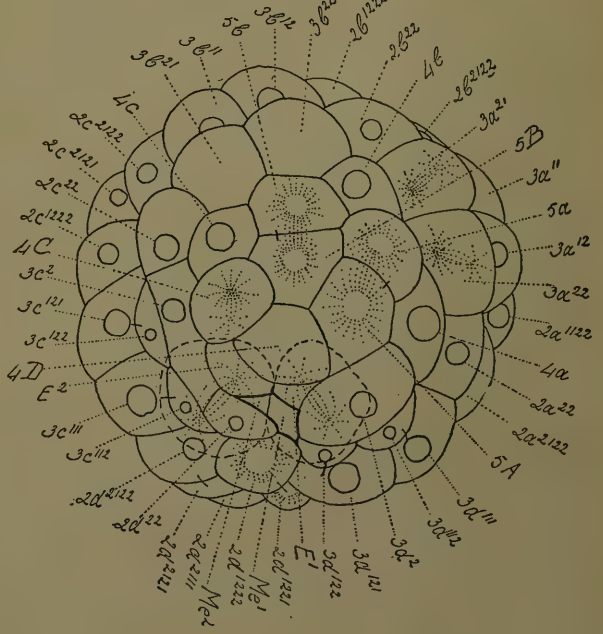


Fig. 30

Fig. 34

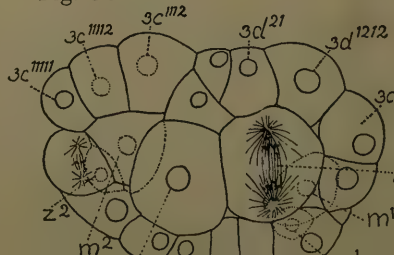


Fig. 20

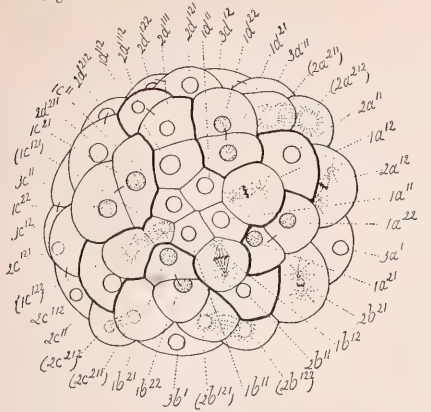


Fig. 22

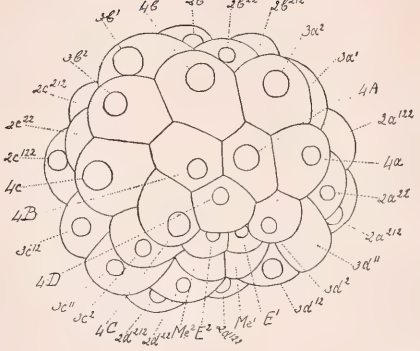


Fig. 23

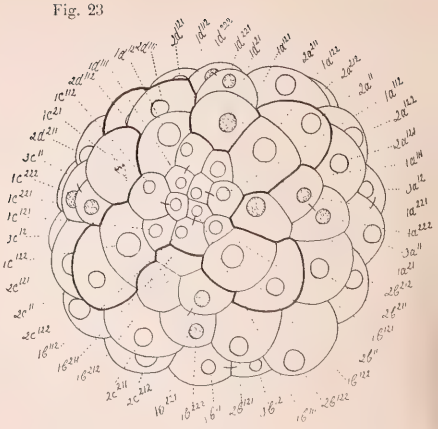


Fig. 24

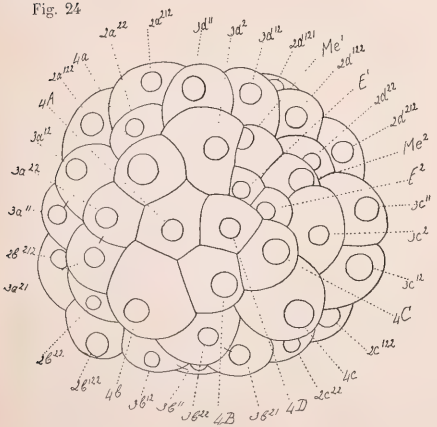


Fig. 25

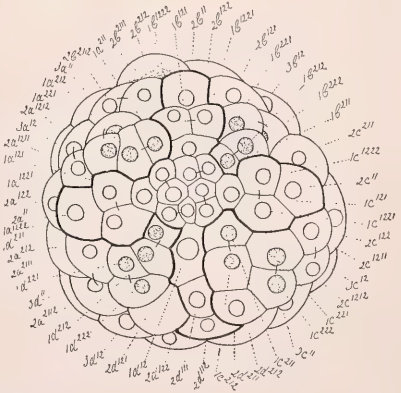


Fig. 26

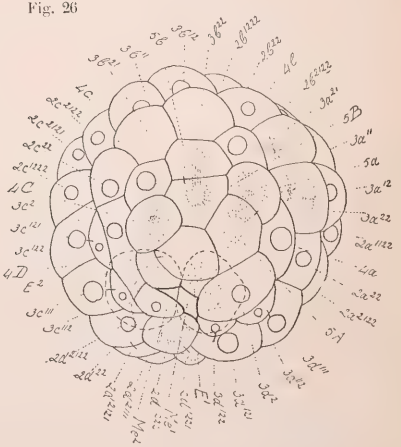


Fig. 30

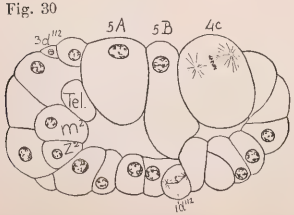


Fig. 33

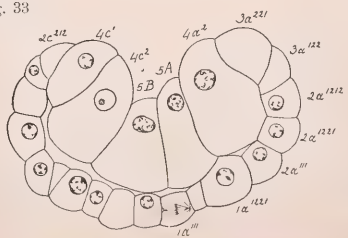


Fig. 34

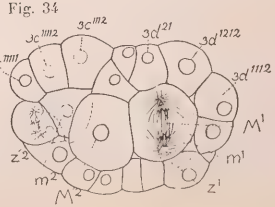


Fig. 27

Fig. 29

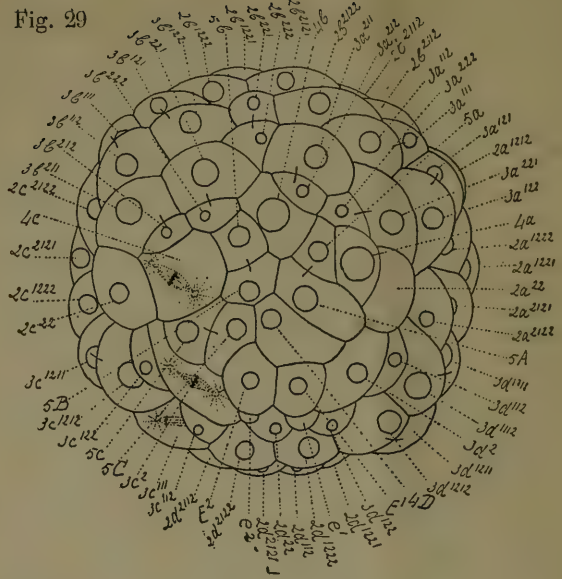


Fig. 35

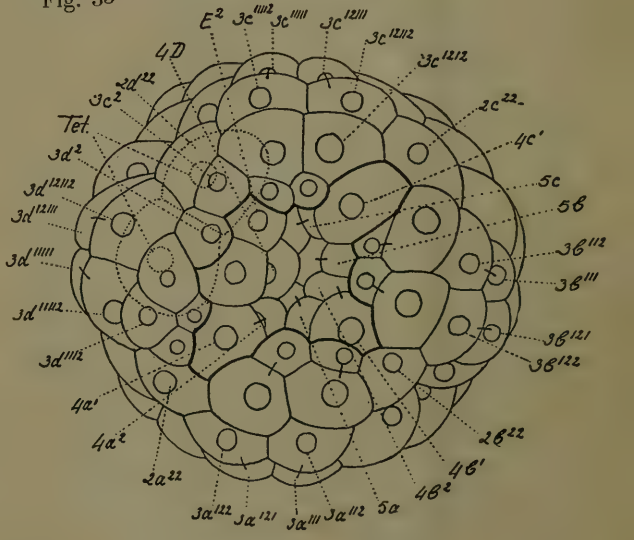


Fig. 31

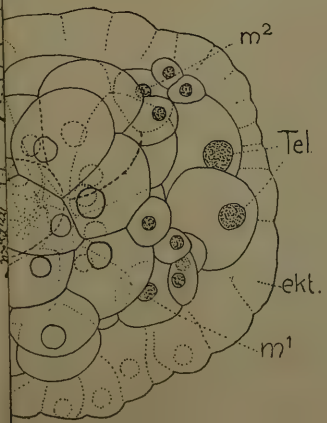


Fig. 42

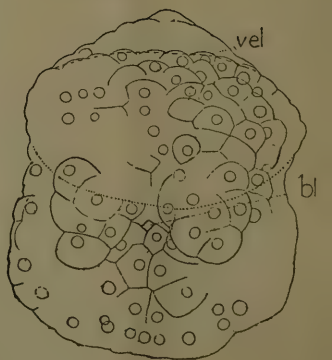


Fig. 27

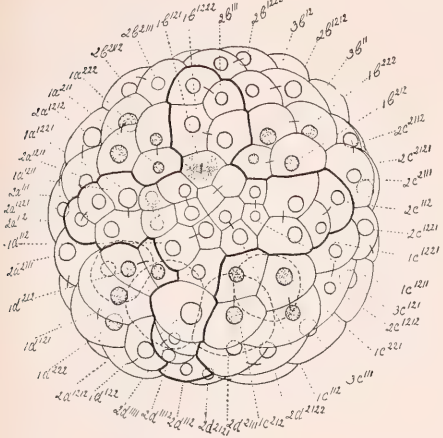


Fig. 28

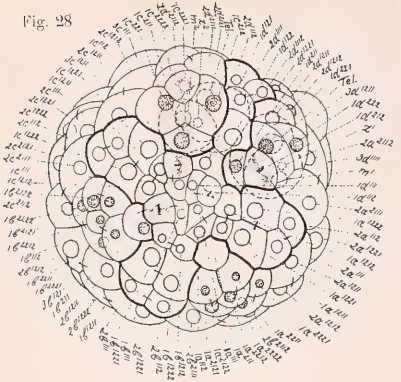


Fig. 29

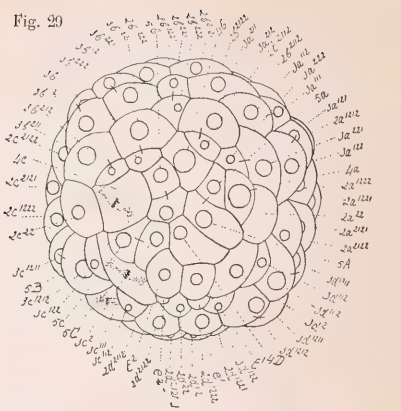


Fig. 31

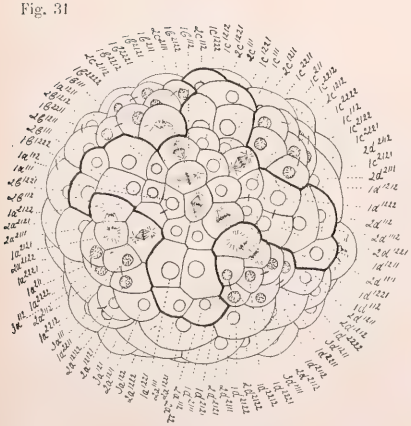


Fig. 32

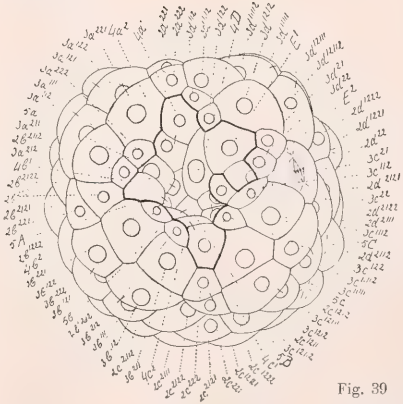


Fig. 35

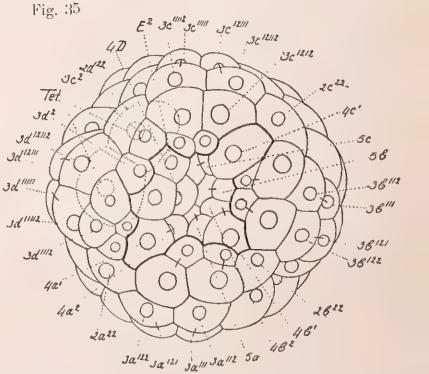


Fig. 36

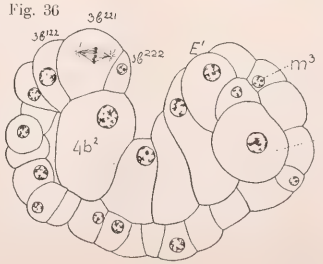


Fig. 39

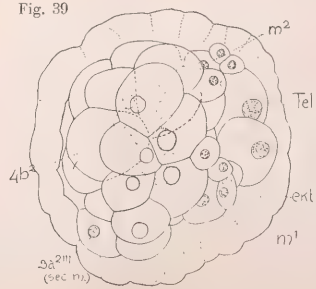
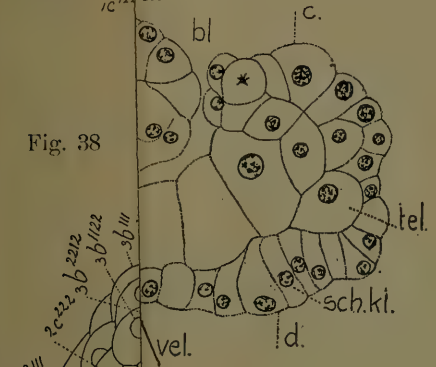


Fig. 42

Fig. 37

Fig. 38



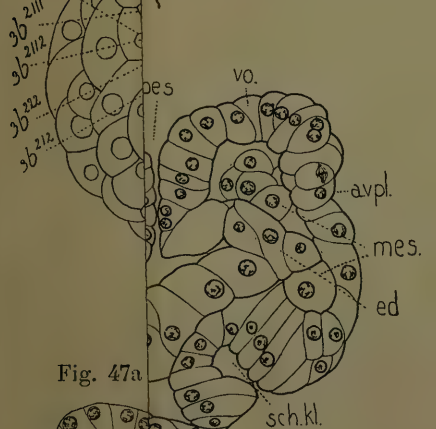


Fig. 47a

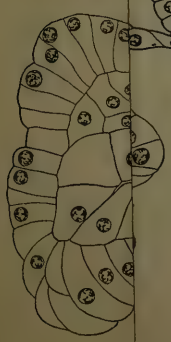


Fig. 56

Fig. 44

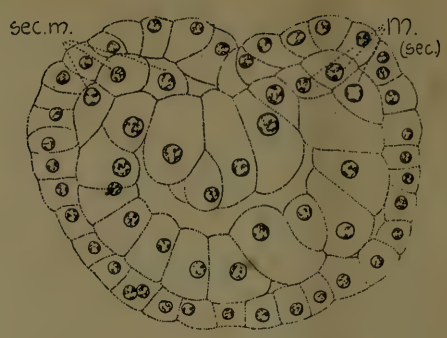


Fig. 45

Fig. 49

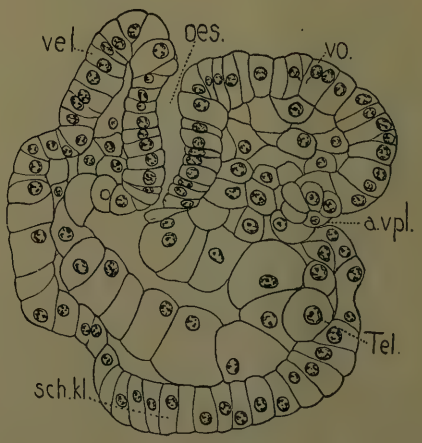


Fig. 57

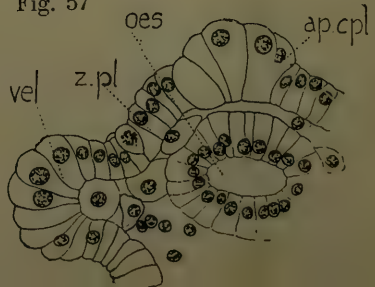


Fig. 37

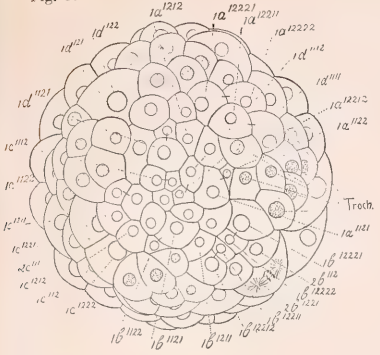


Fig. 38

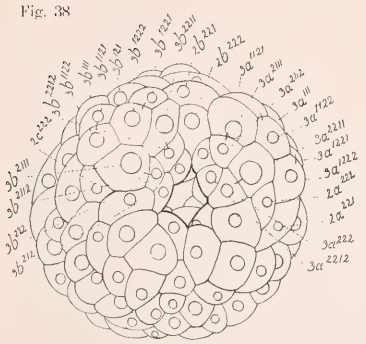


Fig. 40

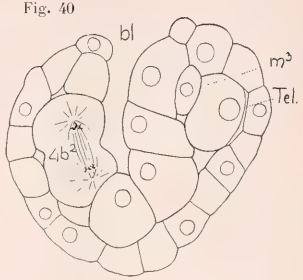


Fig. 41

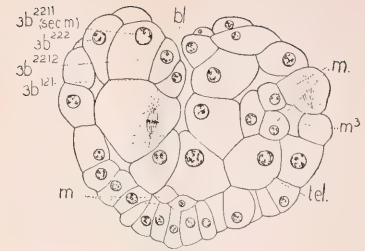


Fig. 44

Fig. 43

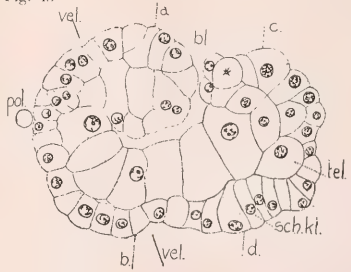


Fig. 45

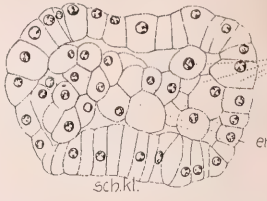


Fig. 46

Fig. 50

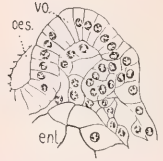


Fig. 47

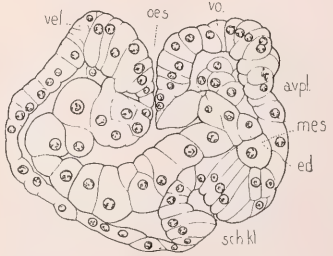


Fig. 49

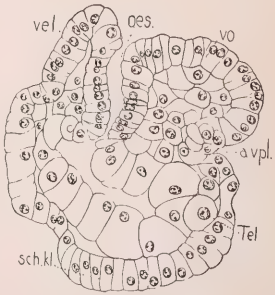


Fig. 52

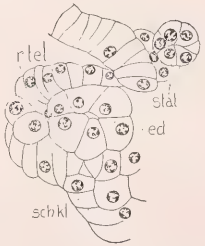


Fig. 47a

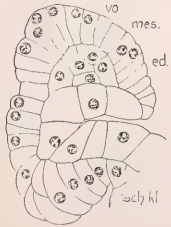


Fig. 48

Fig. 51

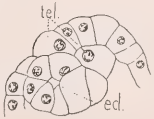


Fig. 53

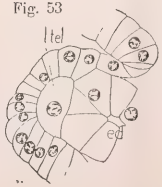


Fig. 56

Fig. 57

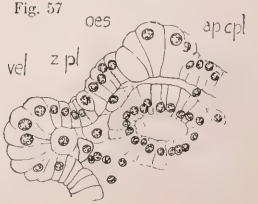


Fig. 54

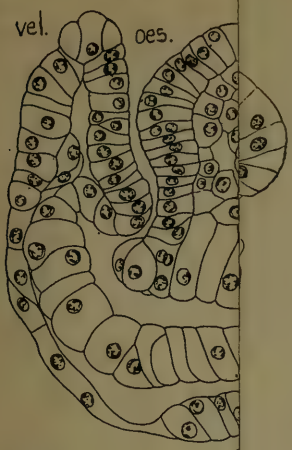


Fig. 59

Fig. 60

g. 65

Fig. 61

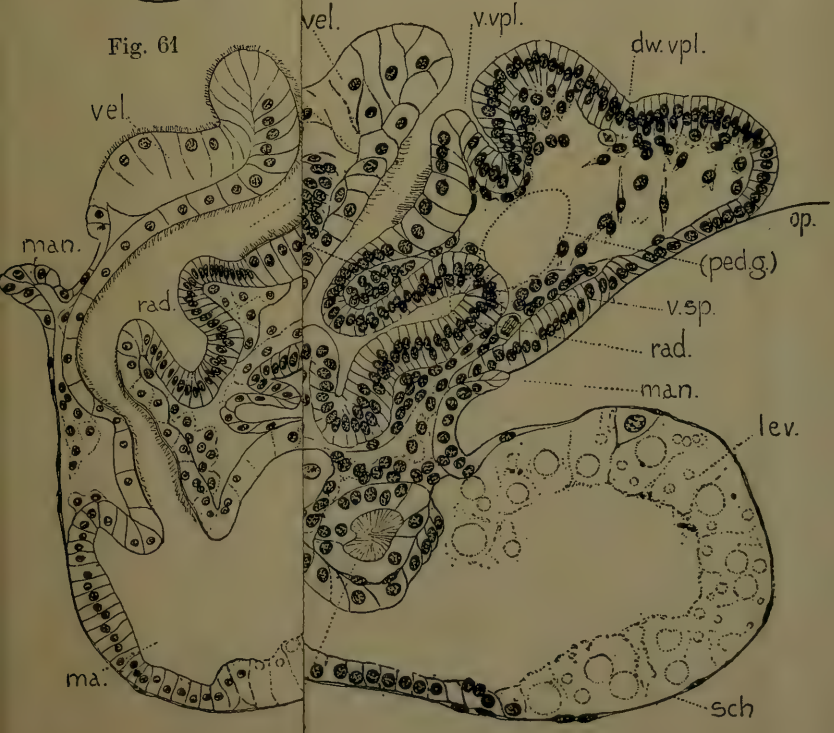


Fig. 54

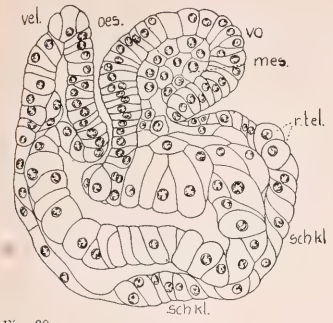


Fig. 55

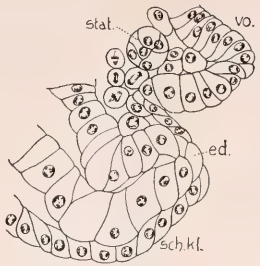


Fig. 58

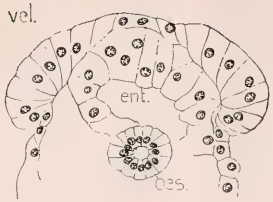


Fig. 59

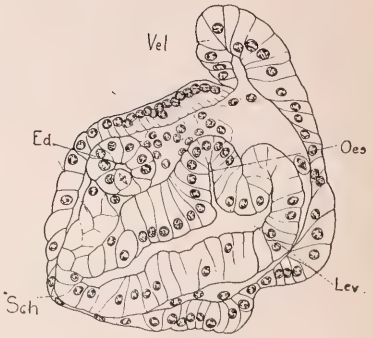


Fig. 60

Fig. 67

Fig. 64

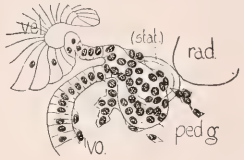


Fig. 62

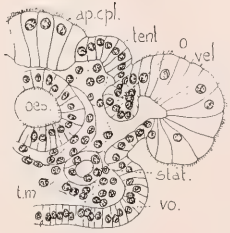


Fig. 65

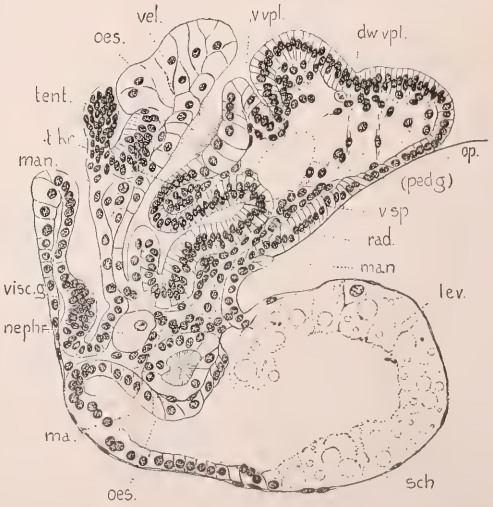


Fig. 61

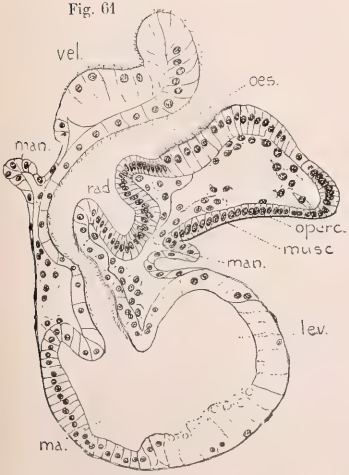


Fig. 63

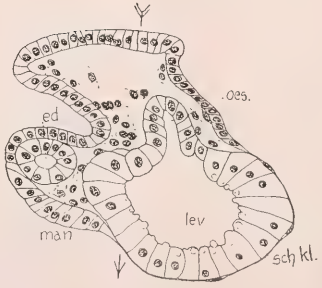


Fig. 66 g. 74

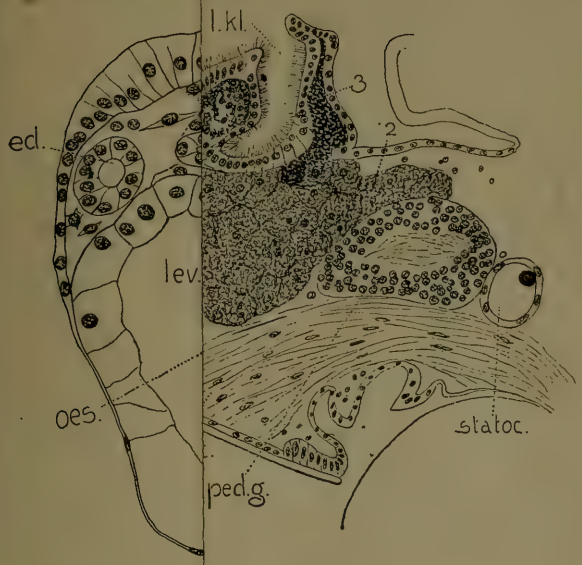


Fig. 71

Fig. 77

Fig. 69

Fig. 75

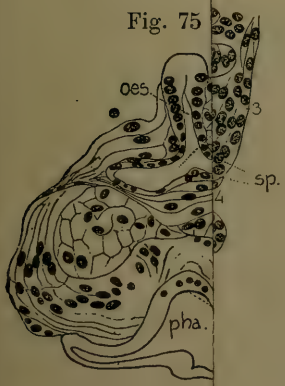


Fig. 66

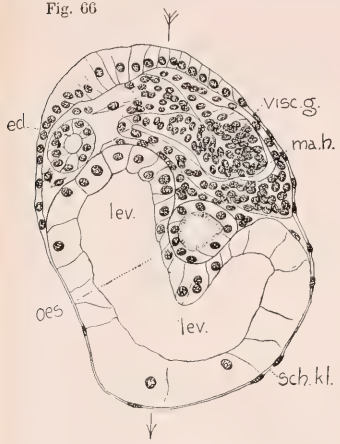


Fig. 70

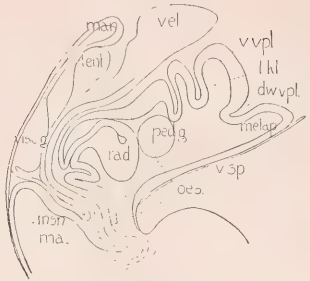


Fig. 74

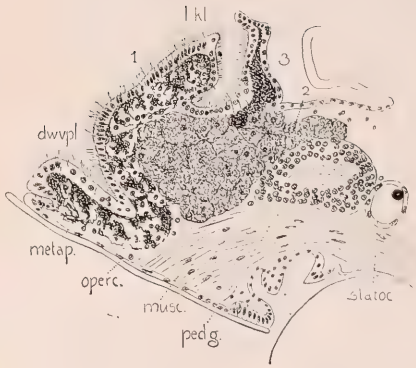


Fig. 71

Fig. 68

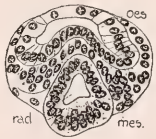


Fig. 69

Fig. 73

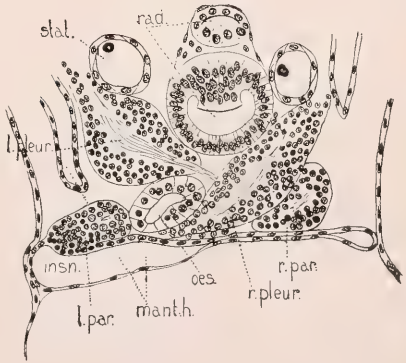


Fig. 76

Fig. 77

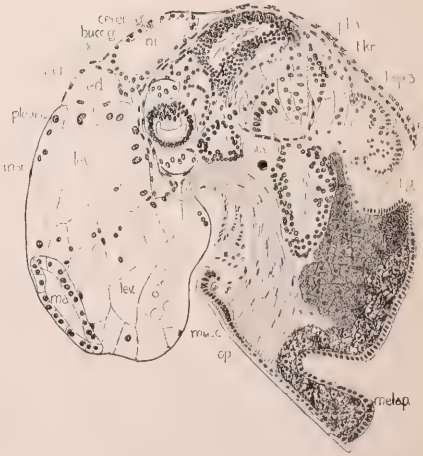


Fig. 72

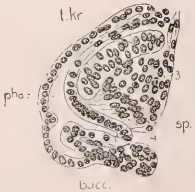
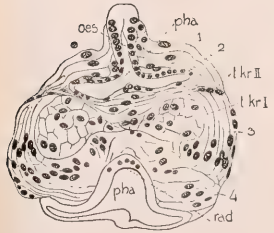
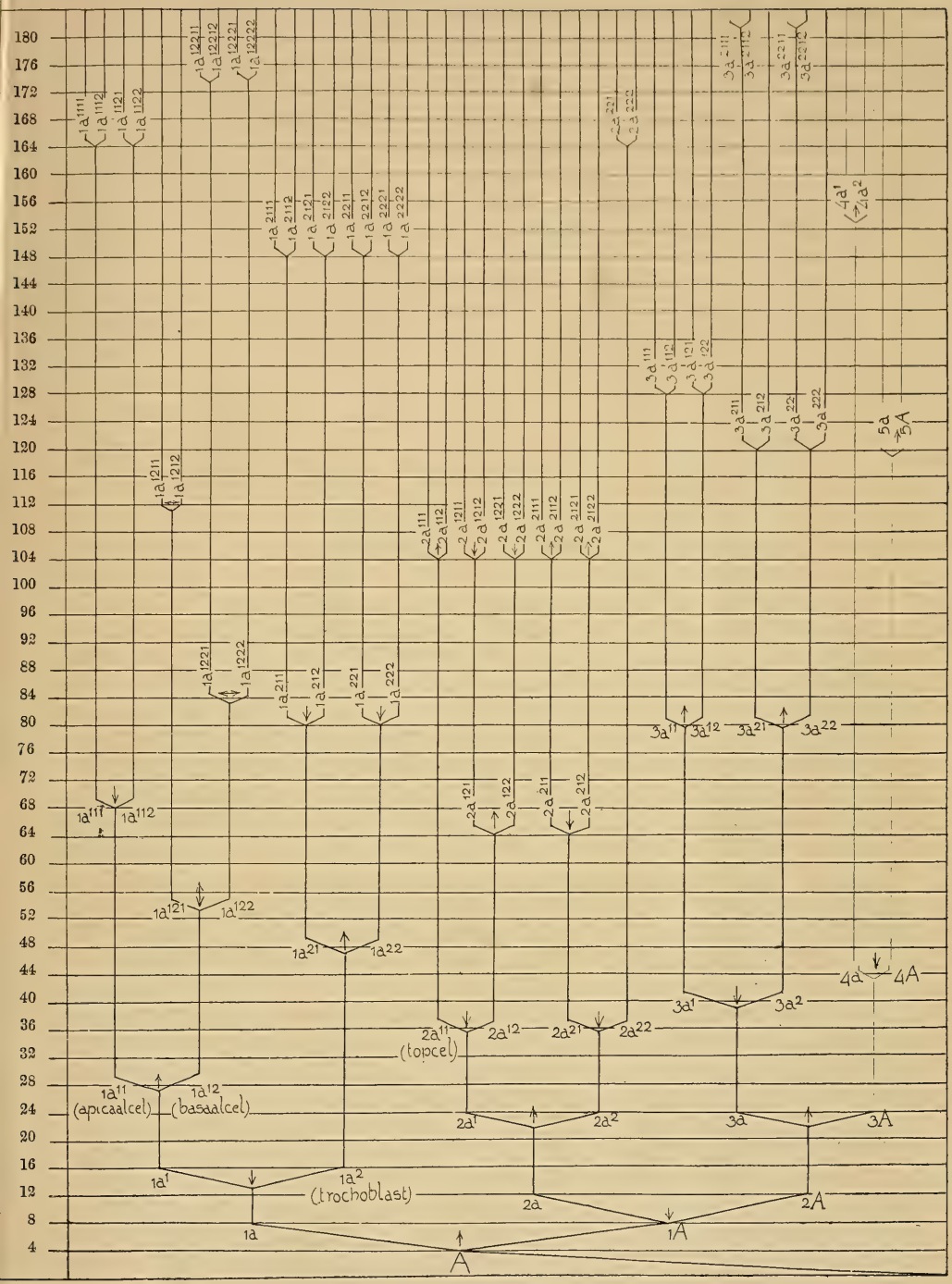
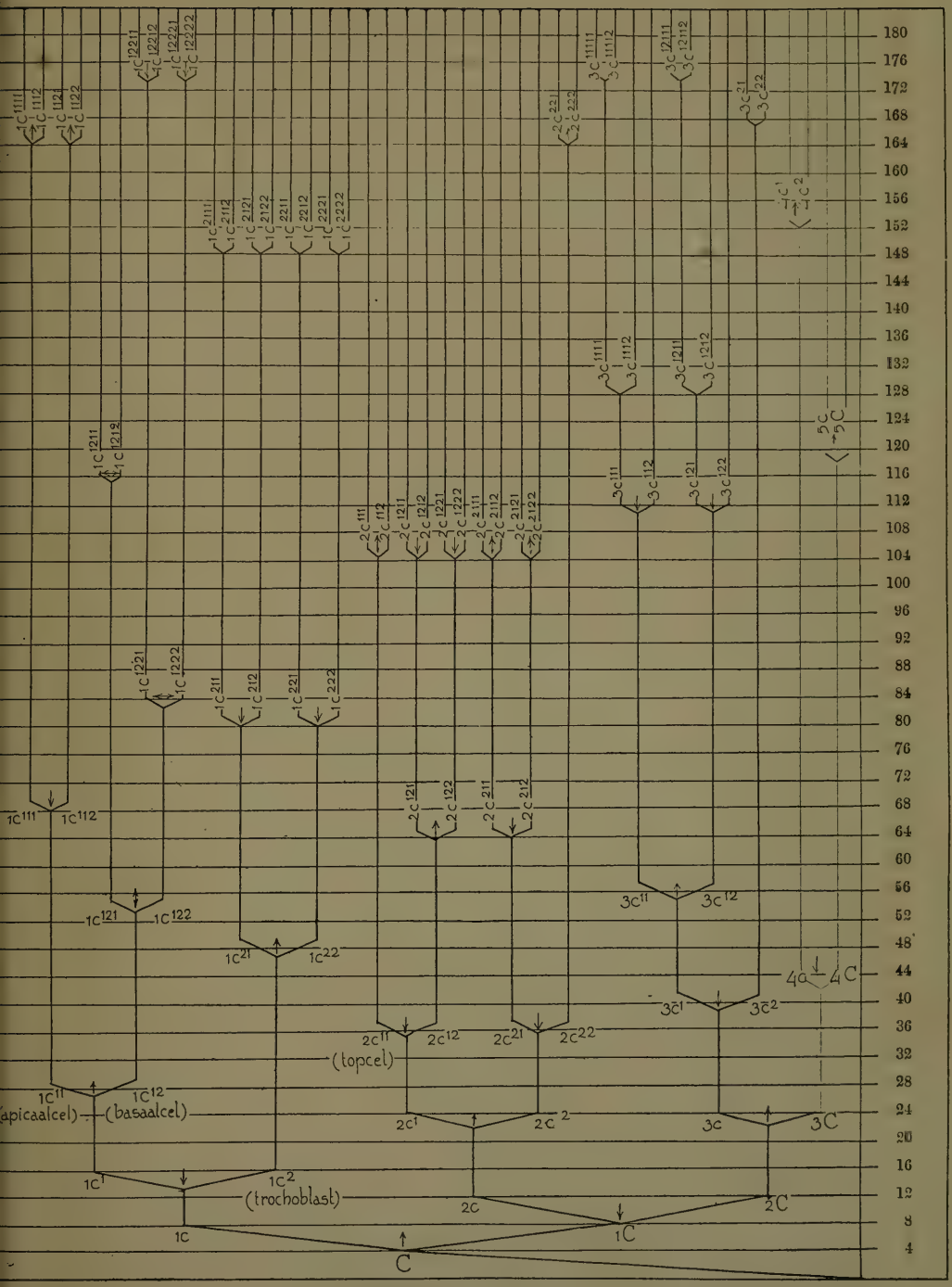


Fig. 75

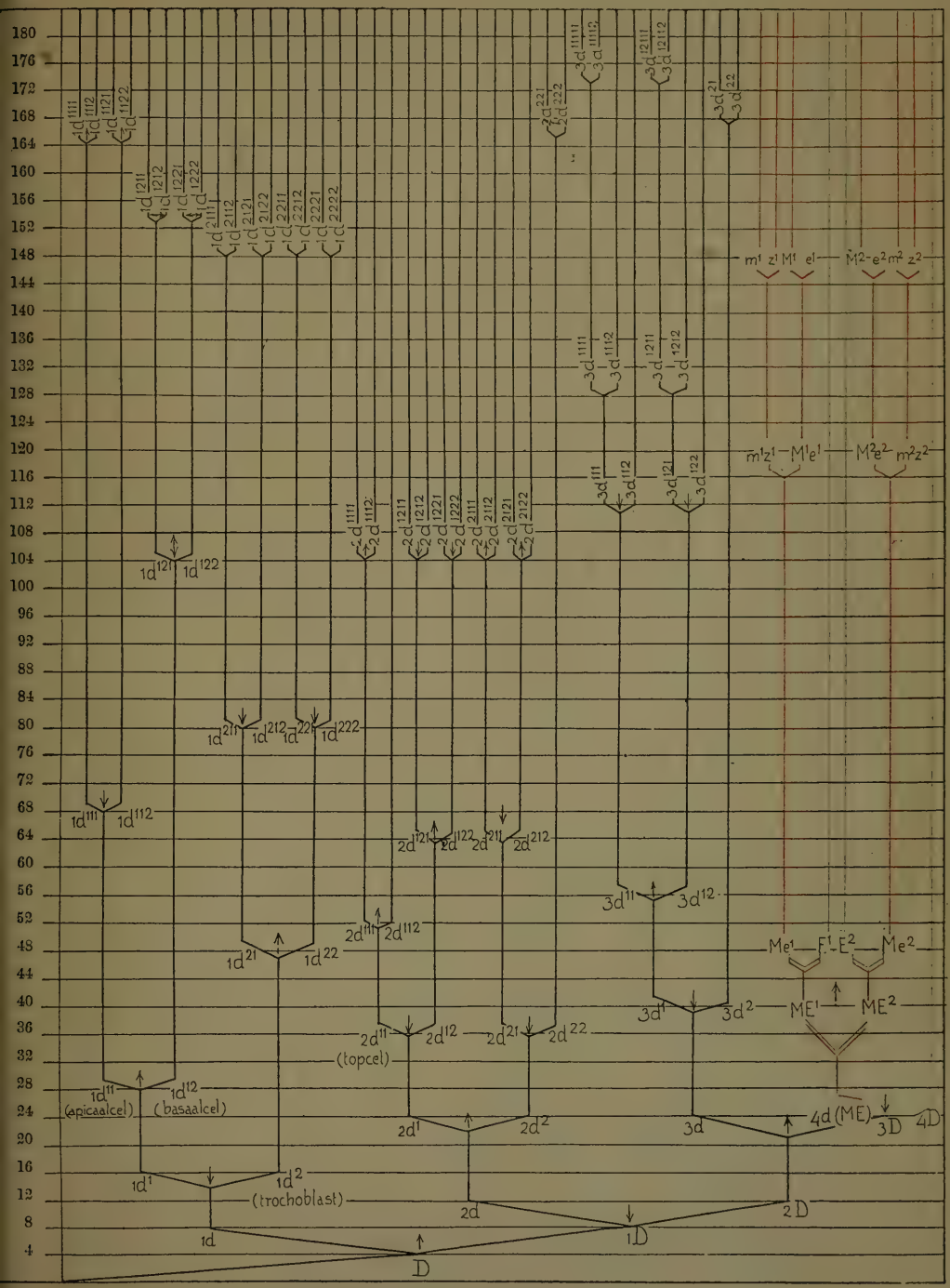




FURCHUNG DES QUADRANTEN A (UND B)



FURCHUNG DES QUADRANTEN C



FURCHUNG DES QUADRANTEN D

THE LIBRARY
SMITHSONIAN
INSTITUTION

SMITHSONIAN INSTITUTION THE LIBRARY

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00099 1620